érie A, n° 4545
N° d'ordre :
5392

THÈSES

présentées

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

par

Pierre GRAPIN

PREMIÈRE THÈSE

ESSAI SUR

L'ORIGINALITE BIOETHOLOGIQUE

DES GIBBONS PRIMATES BIPEDES

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

soutenues le 19 Mai 1965 devant la Commission d'Examen

M. P. GRASSÉ *Président*

M. J. PIVETEAU
Mme E. GENET - VARCIN *Examinateurs*

THÈSES

présentées

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

par

Pierre GRAPIN

PREMIÈRE THÈSE

ESSAI SUR

L'ORIGINALITE BIOETHOLOGIQUE

DES GIBBONS PRIMATES BIPEDES

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

soutenues le 19 Mai 1965 devant la Commission d'Examen

M. P. GRASSÉ *Président*

M. J. PIVETEAU
Mme E. GENET - VARCIN } *Examinateurs*

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK - LEIDEN -

TABLE DES MATIERES

Pages

AVANT - PROPOS

PREMIERE PARTIE 1
(récapitulative)

REGARDS SUR LES PRINCIPALES DONNEES ACQUISES 1

CHAPITRE PREMIER 1

Taxinomie et habitat 1

CHAPITRE DEUXIEME 10

Données morphologiques et anatomiques 10

Eléments dermatologiques et sérologiques 24

CHAPITRE TROISIEME 26

Données Paléontologiques 26

CHAPITRE QUATRIEME 31

Données Physiologiques 31

Périodes de vie - Croissance 31
Alimentation 37
Reproduction 38
Fonctions de préhension et de locomotion 42

CHAPITRE CINQUIEME 49

Données éthologiques et psychologiques 49

Pages

DEUXIEME PARTIE 56

ESQUISSE D'ETUDE BIOETHOLOGIQUE DE QUELQUES TRAITS ORIGINAUX 56

Introduction - Principe de méthode et discussion 56

Conditions de l'observation 70

CHAPITRE PREMIER 71

Le chant du Gibbon 71

CHAPITRE DEUXIEME 89

La bipédie du Gibbon 89

Décomposition de la posture et de la locomotion animales 92
Concomitances anatomo-psysiologiques de la station érigée 96
La marche bipède du Gibbon 108

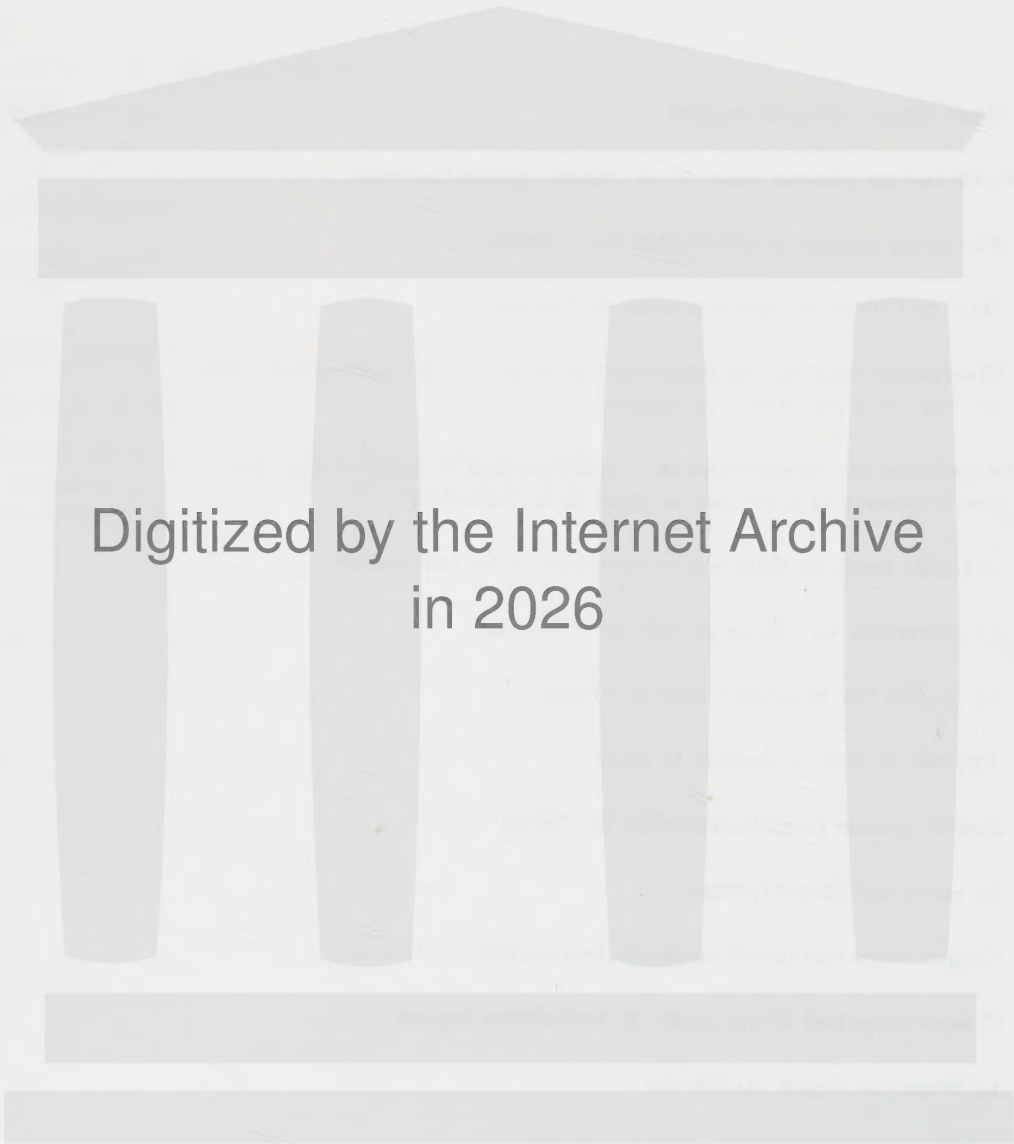
CONCLUSION 114

BIBLIOGRAPHIE

TABLE DES FIGURES

-=-=-=-=-=-=-=-=-

	Pages
- Hylobatinae : attitude typique	Prèface
- Hylobates lar pileatus femelles et concolor gabriellae mâle	8
- Aire géographique de distribution des Gibbons	9
- Main du Gibbon comparée à celle de l'Homme	11
- Diagramme montrant les proportions du corps chez les Anthropomorphes et chez l'Homme (fœtus et adultes)	32
- Diagramme des changements de proportions dans le membre supérieur chez l'Homme et le Gibbon au cours de la croissance	34
- Crâne de fœtus de Gibbon à terme montrant les fontanelles	42
- La préhension du Gibbon et celle de l'Homme	42
- La marche "en béquilles" chez le Gibbon	48
- Attitude du Gibbon pendant le chant	79
- Bassin, sacrum et rachis lombaire de Gibbon	99
- Le rachis du Gibbon (jeune)	97
- Croquis rappelant divers modes de locomotion	95
- Croquis rappelant divers modes de locomotion bipède	112
- La démarche bipède du Gibbon	111



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41534917_0044

ERRATUM

Pages	Lignes	Rectifications
1	3	Pongidae
17	7	Métacone
25	9	Antigéniques
33	9	Membres supérieurs
39	10	Concomitante biologique
39	note 3	Co. Olivier
45	9	Membres supérieurs
47	10	y prendre un appui
58	4	Washburn
67	15	toujours plus poussées
77	13	jusqu'à ce qu'un palier
77	16	"roulades"
87	10	la lignée des Hylobatinae
115	14	Pilgrim

FACULTE DES SCIENCES DE L' UNIVERSITE DE PARIS

- Professeurs -

Doyen ... M. ZAMANSKY

BRELOT	T. Analyse supérieure
PRENANT	T. anatomie et histologie comparée
GRASSE	T. évolution des êtres organisés
PREVOST	T. chimie organique
WYART	T. Minéralo & cristallo
TEISSIER	T. zoologie
MANGENOT	T. biologie végé (Orsay)
AUGER	T. physique quantique et relativité
MONNIER	T. physiologie générale
PIVETEAU	T. paléontologie
ROCARD	T. physique ENS
CARTAN	T. mathématiques ENS
LAFITTE	T. chimie générale
N ...	T. géométrie supérieure
COULOMB	T. physique du globe
Mle COUSIN	T. biologie animale SPCN
CHRETIEN	T. chimie minérale
BOCQUET	T. zoologie
KASTLER	T. physique ENS
EPHRUSSI	T. génétique
RIVIERE	T. géologie SPCN & sédiment (Orsay)
GAUTHERET	T. biologie végétale PCB
LUCAS R.	T. recherches physiques
THOMAS A.	T. biologie cellulaire
ARNULF	T. optique appliquée
MORAND	T. physique enseignement
SOLEILLET	T. physique PCB
FORTIER	T. mécanique exp des fluides
DRACH	T. zoologie
WIEMANN	T. chimie organ & structu
JACQUINOT	T. spectroscopie & physique céleste (Orsay)
VASSY	T. physique de l'atmosphère
DESTOUCHES	T. théorie physique
AMIET	T. chimie générale
HOCART	T. minérall & cristal
J.P. MATHIEU	T. physique optique
COUTEAUX	T. cytologie
MAY	T. zoologie
CHOQUET	T. theorie des fonctions et topologie
FELDMANN	T. biologie végétale marine
GUINIER	T. physique des solides (Orsay)
JOST	T. physiologie comparée
FORTET	T. calcul des probabilités et physique mathématiques
SCHWARTZ	T. calcul dif. & Intégral
CHOUARD	T. physiologie végétale
MALAVARD	T. aviation (technique aéron)
NORMANT	T. synthèse organique
BENARD	T. chimie minérale
BUVAT	T. botanique ENS
DUGUE	T. statistique mathématiques
SOULAIRAC	T. psychophysiologie
ULRICH	T. physiologie végé appli.
MARECHAL	T. Optique théo & appli.
KIRRMANN	T. théories chimiques
CHADEFAUD	T. botanique
Mle LE BRETON	T. physio de la nutrition
LELONG	T. appli. de l'ana. à la géom.
DEVILLERS	T. anatomie & histo comma.

QUENEY	T. météo & dynamique atmos.
GALLIEN	T. embryologie
EICHORN	T. botanique
DE CUGNAC	T. biologie végétale SPCN
Mle CAUCHOIS	T. chimie physique
THELLIER	T. physique du globe
L'HERITIER	T. biologie générale Orsay
GRIVET	T. radioélectricité Orsay
PONCIN	T. mécanique générale
DU BREIL	T. arith & théorie des nombres
QUELET	T. chimie organique
CAGNIARD	T. géophysique appliquée
LENNULER	T. physique MGP
RIZET	T. génétique Orsay
ROUTHIER	T. géologie appliquée
Mme TONNELAT	T. physique théorique
DIXMIER	T. mathématiques MPC
SOUCHAY	T. chimie générale
AIGRAIN	T. électrotechn. génér.
BRUSSET	T. chimie systématique
M. LEVY	T. physique théorique des hautes énergies (Orsay)
Mme CHAIX	T. chimie biologique
Mme HUREL PY	T. biologie végétale PCB
PANNETIER	T. chimie générale
BRUN	T. mécanique des fluides I
LEDERER	T. chimie biologique (Orsay)
Mme DUBREIL	T. mathématiques (agréga)
Mme LELONG	T. math II ENS
BELLAIR	T. géologie SPCN
COTTE	T. physique électricité
EHRESMANN	T. topologie algébrique
FRANCON	T. physique SPCN
GLANGEAUD	T. géogra phys & géol
DODEMENT	T. mathématiques MGP
PISOT	T. technique math de la physi.
ROCH	T. géologie
SCHATZMANN	T. astrophysique
TERMIER	T. géologie générale
ZAMANSKY	T. mathématiques générales
LUCAS	T. géologie
ALLARD	T. chimie physique
BERTHELOT	T. physique des particules fondamentales (Orsay)
BRICARD	T. météor et physique de l'at-.
Mme ALBE FESSARD	T. psycho physio.
FRIEDEL	T. physique des solides (Orsay)
M. JULIA	T. études des moléculaires complexes
LENDER	T. biologie animale SPCN Orsay
MAGAT	T. physico chimie des radio éléments
Melle QUINTIN	T. électrochimie
MONOD	T. chimie du métabolisme
BENOIT	T. physio animale Orsay
DE POSSEL	T. analyse numérique
CHARLOT	T. chimie analytique
LEMEE	T. écologie végétale Orsay
GUERIN	T. chimie MPC Orsay
CHATELET	T. chimie PCB
JEAN	T. physio nucléaire Orsay

DUBOIS J.E.	T. chimie organique
LAMOTTE	T. zoologie ENS
MICHEL A.	T. chimie minérale (Orsay)
OLMER	T. énergétique générale
ROUAULT	T. électricité (Orsay)
GAUTHIER	T. mécanique appliquée
BARCHEWITZ	T. chimie physique
BROSSEL	T. physique atomique
BUSER	T. physiologie comparée
CAMUS	T. physio végé.
CASTAING	T. physique II thermo (Orsay)
CURIEN	T. minéralo & cristal
MOYSE	T. physio végé (Orsay)
Mme CHARNIAUX-COTTON	T. évolution des êtres organisés
POSSOMPES	T. zoologie
PULLMANN	T. chimie quantique
TEILLAC	T. physique nuc et radio-activi. (Orsay)
TONNELAT	T. bio physico chim.(Orsay)
VILLE	T. économétrie
WILLEMART	T. chimie PCB
DODE	T. chimie (Orsay)
FREYMANN	T. recherches physiques
GUINOCHET	T. biolo végé SPCN (Orsay)
ROLLET	T. chimie minérale
Mle JOSIEN	T. chimie SPCN
CHEVALLEY	T. géométrie algébrique et théorie des groupes
ARNOULT	T. électronique Orsay
MATTLER	T. physique SPCN
BERGERARD	T. zoologie Orsay
BERTEIN	T. électronique Orsay
BOUISSIERES	T. radiochimie
Mme COUTURE	T. thermo et méca physique
ELLEMBERGER	T. géologie des grandes régions du globe (Orsay)
FRANC	T. biologie animale PCB
SCHNELL	botanique tropicale
STLKOWSKI	T. physiologie végétale
ACHER	T. chimie biologiques
BAUDOIN	T. biologie animale PCB
BEAUMONT	biologie animale SPCN
BLAMONT	géophysique ionosphère
BOUREAU	T. botanique
CURIE D.	physique MGP
DURAND DELGA	T. géologie
FREON	T. chimie organique Orsay
HELLER	T. physiologie végétale
TORTRAT	T. calcul des probabilités
CAILLEUX	T. géologie SPCN
MAGNAN	physique électricité
DAUDEL	T. mécanique ondulatoire appliquée à la chimie théo & à la phy nucléaire
Mle FOURCROY	biologie végétale SPCN
Mme CHOQUET BRUHAT	Mécanique analytique et meca celeste
Mle VEIL	T. physiologie générale

CHAPELLE	T. physique I (Orsay)
DELANGE	T. mathématiques I (Orsay)
DENY	T. mathe gene (Orsay)
GERMAIN	T. mécanique théorique des fluides
LACOMBE	T. métallurgie des métaux nucléaires (Orsay)
BROCHARD	T. physique PCB (Orsay)
CABANNES	T. mécanique générale
LESIEUR	T. math I (Orsay)
MAZET	T. méca géné (Orsay)
CAIRE	géogra physique et géo dynami
COMOLET	méca des fluides
CORABOEUF	T. physio animale (Orsay)
DELLOUE	T. physique de l'exosphère
GORENFLOT	botanique II (Orsay)
HOUILLON	biologie animale PCB
JULLIEN J.	CHIMIE SPCN (Orsay)
MALGRANGE	T. technique mathé de la phys Ors
OLIVIER	Antropologie
NOZERAN	T. botanique II (Orsay)
BLANC-LAPIERRE	T. physique ENS (Orsay)
CHEVAUGEON	T. botanique (Orsay)
KAHANE	T. mathématiques (Orsay)
SAMUEL	T. math ENS féminines
KOURGANOFF	T. astronomie (Orsay)
THIRY	T. méca céleste
ABELES	physique SPCN
AMAT	T. physique PCB
AUBOIN	T. géologie
Mme BENOIT - GUEUTAL	T. physique nucléaire et radio activité (Orsay)
LWOFF	T. micobiologie
SIESTRUNCK	T. méca phys & expérimentale
NERON	T. math MPC (Orsay)
Mme PECKER WIMEL	T. astrophysique
BALKANSKY	physique MPC
LE CORRE	T. électricité
DELCROIX	T. physique théorique (Orsay)
GOURDIN	physique théorique (Orsay) des hautes énergies
LEHMANN	T. phys exp des hautes énergies
NATAF	T. physique nucléaire et radioactivité (Orsay)
ECHALIER	biologie animale PCB
BARRAUD	physiolo cellulaire
LIORET	physiologie végé Orsay
DARS	géologie structurale & géolo appli.
CAMEFORT	T. botanique (agrégation)
VICHNIEWSKY	T. mécanique industrielle
BLAQUIERE	électronique (Orsay)
ARNOUS	T. physique théorique
TATIBOUET	chimie (CSU Orléans)
MALLIVIN	T. math propé (Orsay)
GAUDEMAR	chimie propé.
PEREZ Y JORBA	physique Exp des Hautes énergies (Orsay)
DAVID	T. chimie (agrégation Orsay)
BROUSSE	T. mécanique théorique
ROSCH	T. astronomie
GUY	T. physique expérimentale
LAZARD	math MPC

BOUGIS	biologie marine Ville-franche s/Mer
BRUHAT	T math MPC
BRUNN	T. géologie historique Orsay
CHABBAL	T. physique MGP (Orsay)
DEHEUVELS	T. math propé.
D'ESPAGNAT	T. physique théorique (Orsay)
FURON	T. géologie SPCN
Mme GANS	T. génétique
GENEVES	biologie végétale PCB
GUILBERT	physique CUS Orléans
HUPE	T. pétrographie
HOLLANDE	T. biolo géné
LIONS	T. analyse numérique
MAITTE	T. chimie PCB
MEYER	physique propé.
NICOLAS	géologie appliquée
PANIGEL	biologie générale
RAVIER	pétrographie
ROSEAU	T. méca théorique des fluides
ROUBINE	électronique
SILBER	T. chimie PCB
UEBERSFELD	T. électronique
YVON	T. théories physiques
HERVE	T. mathématiques
JANCOVICI	physique atomique Orsay
FALK-VAIRANT	physique nucléaire Orsay
FETIZON	chimie propé Orsay
CERF	mathématiques Orsay
CHAMPETIER	T. chimie macromoléculaire
CUVILLIER	T. micropaléontologie
JUNG	T. géologie
TRILLAT	T. microscopie & diffrac-élec.

MOREL	physique MPC
ARSAC	programmation
LEFEBVRE	chimie MPC
CHAPEVILLE	biochimie
BENOIT	physique CPEM
RIO	chimie CPEM
JOZELN	géologie ENS
PREVOST geor.	BV CPEM
FAVARD P.	BA CPEM
VILKAS	chimie CPEM
Mle FICINI	chimie CPEM
LEQUEUX	astronomie
COHEN TANNOUDJI	Physique MPC
TAVERNIER	Physique CPEM
Mme ROIZEN	" "
DURAND M.	BA SPCN
PASCAUD	physiologie
Mme PETIT	BA CPEN
BROUSSE	géologie Orsay
CAGNIAC	physique agrégation Orsay
LEBERRE	zoologie (Orsay)
SCHEFFER	microbiologie (Orsay)
de GENNES	physique des solides (Orsay)
RIOU	physique nuclé exp Orsay
CLAUSER	chimie biolo Orsay
CHEVALIER	physio animale Orsay

Le Secrétaire Général

R. Poulain

A V A N T P R O P O S

-=-=-=-=-=-

L'intention n'est pas ici spécialement anatomique, physiologique ou psychologique.

Elle est proprement zoologique et tend vers une étude conjuguant les données les plus diverses pour l'appréhension globale d'une forme vivante considérée en relation.

Certes les Gibbons ont déjà été étudiés, mais il peut sembler que ces gracieux animaux, originaux à beaucoup d'égards, n'ont pas encore retenu toute l'attention qu'ils méritent et que certains de leurs traits valent d'être précisés : dans l'important livre des Yerkes sur les grands singes anthropoïdes, 33 pages seulement sur 591 sont consacrées aux Gibbons.

Le présent ouvrage se distribuera donc en une partie récapitulative et en une seconde partie où seront relatées des observations personnelles, conduites selon une méthode nouvelle, inspirée de l'idée de relation et visant à préciser davantage la situation des Gibbons dans le monde vivant, notamment dans l'Ordre des Primates où, quoiqu'arboricoles et brachiateurs ils sont les seuls à partager avec l'Homme le privilège de la bipédie.

---

1) "The great Apes - A study of anthropoïd life" 1929 Cf. également, Pocock, R.I. "The Gibbons of the genus Hylobates"," 1927 - Kloss, C.B. " Some remarks on the gibbons, with the description of a new subspecies" 1929, Muller, G.S. "The classification of Gibbons " , 1932

Hylobatinae : attitude typique. Observ. la longueur des membres sup., la longueur et la rectitude des membres inf., l'échancrure de l'hallux

- PREMIERE PARTIE -
(récapitulative)

-:-:-:-:-:-:-:-

REGARDS SUR LES PRINCIPALES DONNEES ACQUISES

CHAPITRE PREMIER

- Taximonie et habitat -

Les Gibbons (Hylobates), les plus petits des singes anthropomorphes, forment l'un des deux genres de la sous-famille des Hylobatinae, que les classifications les plus récentes (E. Genet-Varcin, 1963)[1] rangent dans la famille des Pongidea[2]. L'autre genre de cette sous-famille est constitué par les Siamangs (Symphalangus) plus frustes, et dont il ne sera pas question ici.

Très adaptés à la vie arboricole, les Gibbons se rencontrent par groupes familiaux de deux à six individus sur une vaste aire territoriale englobant la Chine du Sud (Yunnan),

---

1. "Les Singes actuels et fossiles". Préface de M. le Professeur Jean Piveteau, de l'Académie des Sciences.

2. Super-famille des Pongoidea, infra-Ordre des Catarhini anthropomorphes.

l'Ile de Haînan, le Viet-Nam, le Cambodge, la Thaïlande, la Péninsule Malaise, l'Indonésie, et une partie de la Birmanie.

Ils se répartissent en un nombre d'espèces allant de quatre à douze selon les auteurs (Yerkes and Yerkes, 1929) et en sous-espèces atteignant le nombre de six pour la seule espèce dite concolor (Delacour 1951).

Leur très grande variété de coloration, celle-ci changeant plusieurs fois avec l'âge et, pour certaines espèces, avec le sexe, a longtemps rendu leur classement très imprécis, et la répartition taxinomique effectuée par les anciens auteurs porte la marque de confusion et de doubles emplois manifestes (Martin 1841, Forbes 1894, Elliot 1913, etc ...). Plus récemment R.M. et A.W. Yerkes [1] ont admis 8 espèces ainsi réparties :

- 1. Le Gibbon agile = Hylobates agilis (Cuvier) = H. lar = H. variegatus = H. ruffieri = H. unko = H. pileatus = Slender gibbon = Active gibbon

1) "The great Apes - A study of anthropoïd life " 1929 Cf. également, Pocock, R.I. "The Gibbons of the genus Hylobates", "1927 - Kloss, C.B. "Some remarks on the gibbons, with the description of a new subspecies" 1929, Muller, G.S. "The classification of Gibbons", 1932

-2. Le Gibbon de Bornéo = Hylobates concolor = H. harlani = H. mülleri = H. funereus.

Il présente, lui aussi, une grande variété de coloration.

-3. Le Gibbon de Haînan = Hylobates nasutus de Kunckel, = H. pileatus = H. haînanus,

que l'on rencontre dans l'île de Haînan et en Cochinchine.

-4. Le Hoolock = H. hoolock (Harlan) = H. hulok = H. choromandus = H. niger = white-browed H. ,

vit dans la péninsule Malaise, l'Assam du Nord, l'Aracan ,

-5. Le Gibbon siamois = H. pileatus de Gray = et aussi H. agilis (?),

qui se trouve au Cambodge, dans le Paknam Kabin, en Thaïlande et en Cochinchine.

-6. Le Wan-Wan = Hylobates leuciscus -(Geoffroy) = H. javanicus ,

c'est le Gibbon de Java, d'un pelage argenté ou gris,

-7. Le Gibbon à joues blanches = Hylobates leucogenys (Ogilby), de Thaïlande.

-8. Le Gibbon à mains blanches = Hylobates lar Linnaeus = H. variegatus = H. albimanus = H. unko = H. leuciscus = H. entelloides = H. agilis

c'est le Gibbon de Birmanie (Tenasserim)

On voit que cette classification présente encore quelques imprécisions et que les termes d'Hybolates agilis sont employés comme synonymes pour désigner l'espèce N01, l'espèce N0 5 et l'espèce N0 8.

L'appellation Hylobates pileatus est appliquée, de même manière, aux espèces N0 3, 5, et 8 ,

celle d'Hylobates, leuciscus aux espèces N0 6 et 8

et celle d'Hylobates variegatus aux espèces N0 1 et 8, de même que celle d'Hylobates unko et d'Hylobates lar .....

Pour G.S. Miller (1933), quatre groupes ou types sont à distinguer : ce sont, à côté du Siamang et du Gibbon nain, le type lar et le type concolor, avec trois ou quatre formes.

J.T. Sanderson (1957) tient compte, (outre les symphalangus klosii et syndactylus), de 6 espèces d'Hylobates : moloch (8 sous-espèces), agilis (2 sous-espèces), lar (2 sous-espèces, holock (3 sous-espèces), normascus ou concolor (4 sous-espèces).

La classification de J. Buettner-Janusch (1963) retient 6 espèces : concolor (5 sous-espèces), agilis, hoolock (2 sous-espèces), moloch (4 sous-espèces).

Ces classifications sont fondées, les unes sur des critères d'anatomie comparée (R.J. Pocock, 1927 ; A. Schultz 1930 ; G.S. Miller, 1933 notamment [1]), les autres, plus récemment, sur des critères tirés de disciplines nouvelles appliquées à la Primatologie, telles que l'étude électrophorétique des protides sériques (M. Goodman, 1962) et la caryologie, l'examen chromosomique n'ayant d'ailleurs été fait que sur Hylobates lar (H.P. Klinger, J.L. Hamerton, D. Mutton, E.M. Lang 1961) Hagilis et hoolock (Chu et Bender, 1961 ; Ciarelli, 1961).

---

1. Pour une classification fondée sur la morphologie osseuse, Cf. Segall, W. Zoology, 31, 1947

Récente aussi la classifiaction retenue par J. Delacour [2] quoique ne s'appliquant qu'aux Gibbons d'Indochine, projette plus de clarté sur la taxinomie de ces Hylobates

Les Gibbons indochinois se répartissent en effet en deux espèces :

- 1. Hylobates lar pileatus de Gray (Cambodge, Bas Laos, à l'Ouest du Mékong)

-2. Hylobates concolor (régions frontières comprises entre le Mékong à l'ouest et le Fleuve Rouge à l'est, de la frontière du Yunnan au nord à la Cochinchine et à l'île de Haïnan au sud.)

Cette dernière espèce dont les spécimens captifs sont les plus répandus en Occident et que les non-spécialistes identifient fréquemment avec le "Gibbon" en général, présentent certaines caractéristiques : le septum orbital forme une ligne continue avec le nez et le front. La tête porte une couronne de poils longs et plantés droits, ce qui lui donne un aspect curieusement hérissé. Le nez est assez allongé et relativement saillant. L'allure générale est plus gracile, plus étirée et plus dégingandée dans la position bipédale que celle des autres Gibbons.

Comme leurs plus proches parents, les Hylobates Hoolock, les concolor mâles sont noirs et les femelles d'un fauve clair. Celles-ci ont un clitoris proéminent qui les fait souvent prendre à tort pour des hermaphrodites. Les jeunes des deux sexes naissent fauve clair, puis deviennent noirs au bout de quelques mois. Les mâles ne changent plus alors de couleur, tandis que les femelles reprennent en quelques mois un pelage fauve lorsqu'elles deviennent nubiles, c'est à dire à l'âge de 5 ou 6 ans.

---

2. " La systématique des Gibbons indochinois" Mammalia, T.XV, Nos 1-2, mars - juin 1951.

Cf également J. Delacour, "Gibbons", the smallest apes" 1942.

La longueur et l'épaisseur du pelage varient selon les sous-espèces ; quant aux variations géographiques, elles affectent surtout les joues des mâles, qui présentent des "favoris" noirs blancs ou fauves, plus ou moins longs selon les cas.

On peut distinguer 6 sous-espèces de concolor :

-1. Hylobates concolor concolor :
(Simia concolor de Harlan) [1]
Synonymes : Hylobates harlani , Lesson;
H. niger, Ogilby ; H. Haïnanus, Thomas

Chez cette sous-espèce, qui vit dans les montagnes boisées de l'île de Haïnan, le mâle est noir, d'un pelage fin et court, la femelle est d'un fauve blanchâtre, avec une couronne brunâtre.

-2. Hylobates concolor nasutus :
(Hylobates nasutus kunckel d'Herculais) [2]

Les mâles sont noirs, leur pelage est fait de poils longs, épais et grossiers.

Les femelles sont d'un fauve variable, teinté de noir sur la poitrine, le ventre, les bras et les doigts. Elles ont une couronne noire descendant jusqu'à la nuque.

---

1. Journ. Ac. Nat. Sci.Philadelphia, V 2, 1826, p. 231

2. Science et Nature, II, 1884, p. 86-89

Cette sous-espèce vit dans le centre du Tonkin, entre le fleuve Rouge et la Rivière Noire, de la bordure du Yunnan au nord de l'Annam.

-3. Hylobates concolor lu :

Ici, les mâles sont noirs également, mais présentent une bande d'un gris argenté allant de l'oeil à l'oreille. La fourrure est longue, épaisse et grossière. Les femelles sont d'un fauve voyant. Les variations individuelles sont accusées.

Les spécimens de cette sous-espèce se rencontrent à l'extrême ouest du Laos, près des frontières de la Thaïlande et des Etats Shans ; la sous-espèce est ainsi nommée d'après la tribu des Lu habitant la région de Nam-Khueng.

-4. Hylobates concolor leucogenys Ogilby [1] :

(Synonyme : Hylobates henrici de Pousargues)

Le mâle est noir, avec une tâche blanche sur la gorge et les joues. La fourrure est longue, épaisse et d'un fauve soutenu chez la femelle, avec une couronne noire jusqu'à la nuque mais il n'y a pas de tache noire sur la poitrine.

Cette sous-espèce vit au Tonkin, à l'ouest de la Rivière Noire, dans le nord Annam et le Haut Laos (sauf à l'extrême ouest).

---

1. Proc. Zool. Soc. London, 1840, p. 20.

- 5. Hylobates concolor siki :

Cette sous-espèce (dont le nom bient de l'appellation familière donnée à un spécimen conservé à Hué puis à Clères et à Paris, et dont la dépouille est au Museum), présente un pelage plus fin et plus court que la précédente. Les mâles sont noirs, mais la tâche blanche de leurs joues est moins étendue que chez la précédente. De même, les femelles, d'un fauve soutenu, ont une couronne noire descendant moins bas. L'aspect général est plus gracile et plus "étiré".

-6. Hylobates concolor gabriellae :

Cette sous-espèce rappelle beaucoup la précédente, mais les "favoris" du mâle sont encore plus réduits et d'une couleur roussâtre.

On la trouve sur le plateau de Bolovens, dans le Bas-Laos, dans la forêt du Sud Annam et de la Haute Cochinchine.

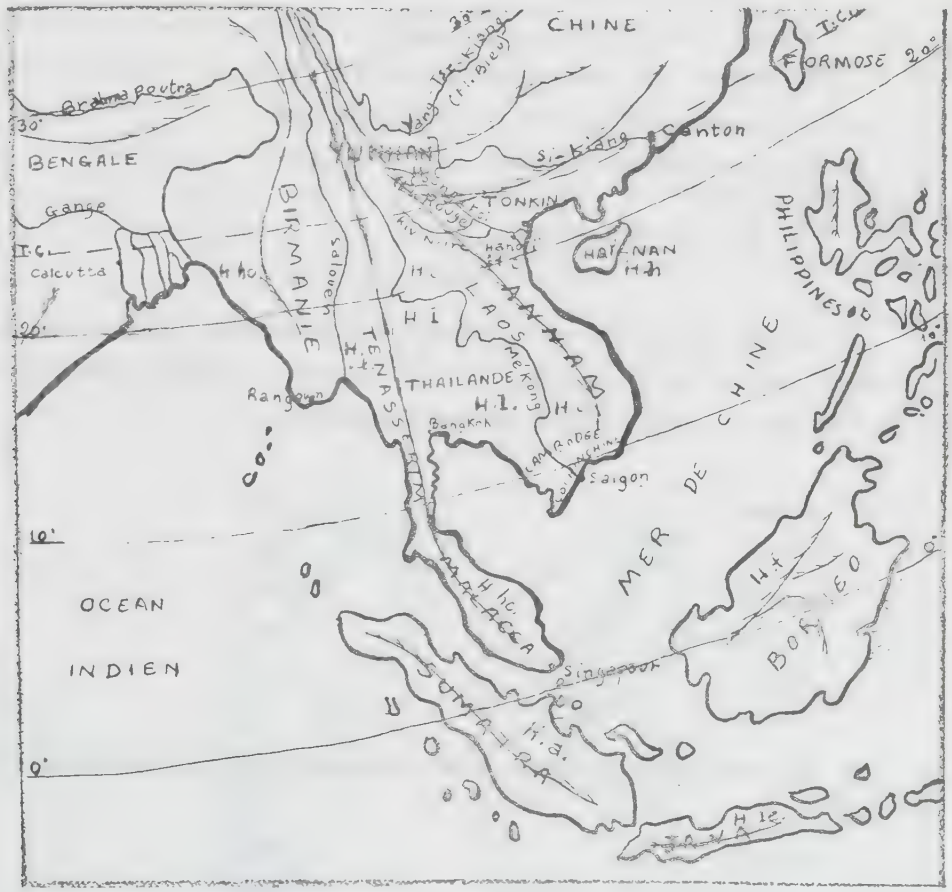
De gauche à droite : Hylobates lar pileatus Femelles et concolor gabriellae mâle
(Photo. P. Cuenin)

J. Delacour reconnaît que certaines imprécisions subsistent dans la connaissance de la distribution géographique et qu'il y a d'ailleurs des formes hybrides sur les confins territoriaux de ces sous espèces.

Pour le moment, il nous semble qu'on puisse distinguer deux grandes espèces, formant deux "nappes" de part et d'autre du Mékong:

Hylobates concolor et Hylobates lar, avec une série d' "isolats" périphériques, se rattachant plus ou moins à l'une ou à l'autre. Tels sont :

- le Gibbon de Sumatra (H. agilis ou variegatus)
- le Gibbon de la Péninsule Malaise (H. hoolock)
- le Gibbon de Birmanie (H. albimanus.)
- le Gibbon de Haï-nan (H. haïnanus)
- le Gibbon de Bornéo (H. funereus)
- le Gibbon de Java (H. leuciscus)



Aire de distribution géographique des Gibbons

H. l. = Hylobates lar
H. C. = Hylobates concolor
H. h. = Hylobates haïnanus
H. f. = Hylobates funereus
H. le. = Hylobates leuciscus
H. a. = Hylobates agilis
H. ho. = Hylobates Hoolock
H. al. = Hylobates albimanus

CHAPITRE DEUXIEME

- Données morphologiques et anatomiques :

Les Hylobates se présentent comme des anthropomorphes d'une grande gracilité. Leur taille varie de 60 cm. à 1 m., et lorsqu'on en porte un, comme cela nous est arrivé à différentes reprises, on est frappé de leur extrême légèreté : de 7 à 10 kgs tout au plus (les Siamangs sont un peu plus grands et plus lourds). Cela fait en moyenne environ

80 gr par centimètre de taille, alors qu'un gorille, et spécialement un gorille des montagnes arrive à peser

1500 gr par centimètre de taille.

Les bras sont extrêmement allongés, presque distendus. Ils atteignent deux fois et demie la longueur du tronc, et l'indice intermembral : (humérus + radius) x 100 :(fémur+ tibia) montre que ce caractère est chez le Gibbon particulièrement accusé :

Gibbon	148
Orang	144
Gorille	116
Chimpanzé	107
Homme	70

Par rapport à la hauteur du tronc, la proportion est plus saisissante encore :

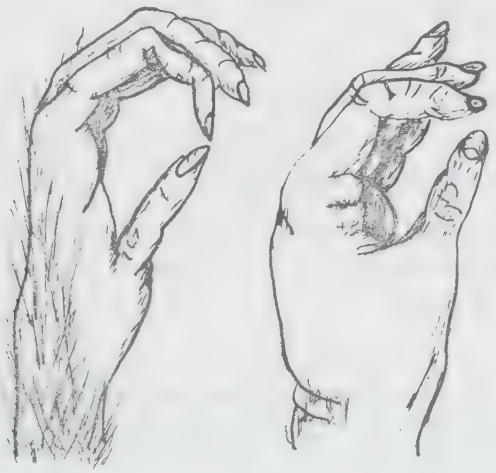
Gibbon	238
Singes inférieurs	107
Anthropoïdes	154 à 184
Homme	150

Cet allongement du membre supérieur est le plus fort qu'on connaisse chez les Catarhiniens et il est proportionnellement encore plus grand que l'allongement relatif du membre inférieur chez l'Homme (Schultz, Carpenter op. cit.)

L'étirement a du reste beaucoup moins affecté la main que le bras et surtout l'avant-bras, et dans la main, il porte beaucoup plus sur le métacarpe que sur les doigts. Par rapport à la totalité du membre inférieur, les proportions sont les suivantes :

	%
Gibbon	23
Anthropoïdes	26 à 30
Homme	25

Le pouce diverge de la paume très près du poignet, en sorte que le premier os du métacarpe fait partie de la portion libre. La profondeur de cette ouverture entre pouce et paume est unique chez les primates simiens (Carpenter, op. cit.). Corrélativement, la partie libre du pouce est proportionnellement beaucoup plus longue chez le Gibbon que chez tous les autres Catarhiniens, y compris l'Homme, (Midlo, 1934)



- Croquis montrant la main du Gibbon comparée à celle de l'Homme.

L'os central du carpe demeure longtemps libre.

Chez la plupart des spécimens, l'index est aussi long, voire plus long que le quatrième doigt, caractère totalement absent chez les singes inférieurs, rare chez les Anthropoïdes et fréquent chez l'Homme.

Différence importante avec les Anthropoïdes :

alors que ceux-ci ne peuvent placer leur main en extension sans fléchir les doigts, le Gibbon peut étendre à la fois la main et les doigts et a donc la possibilité de marcher à quatre pattes avec la paume et les doigts reposant à plat sur le sol, tandis que les Anthropoïdes marchent en prenant appui antérieur sur leurs phalanges repliées.

Contrairement à ce que pourrait faire croire l'indice inter-membral, eu égard à l'extraordinaire développement du membre supérieur, le membre inférieur est relativement plus long que chez n'importe quel autre Primate non humain, et certains spécimens de Gibbons surpassent même à cet égard bon nombre d'hommes. (Carpenter, 1940)

Le pied est de moyenne dimension relative (de 140 à 150 mm.). Il est remarquable par le profond intervalle qui sépare le gros orteil du suivant, donnant à celui-là une mobilité beaucoup plus grande que chez les autres anthropoïdes.

Les ongles des orteils III à V sont carénés (comme ceux des doigts II à V), et cela constitue un caractère archaïque.

Un très fort pourcentage de gibbons sont palmés entre le deuxième et le troisième orteil, à degrés divers (caractère que l'on rencontre beaucoup plus constamment chez le Siamang).

Le tronc est beaucoup plus gros que chez les singes inférieurs, ainsi que le montre l'indice périmètre thoracique - hauteur du tronc :

Catarhiniens inférieurs	103
Gibbon	150
Anthropoïdes et Homme	162 à 223

Le thorax est beaucoup plus large que profond, comme chez tous les primates supérieurs et au contraire des singes inférieurs chez lesquels le rapport des deux diamètres thoraciques est inversé.

Les épaules et les hanches (ceintures scapulaire et pelvienne) présentent un élargissement corrélatif à celui du thorax, beaucoup plus fort que chez les singes inférieurs et comparable à celui qu'on trouve chez les Anthropoïdes et chez l'Homme.

Il n'y a pas d'appendice caudal.

La tête du Gibbon ressemble à celle de l'Homme en ce qu'elle présente une partie cérébrale sensiblement grande, jointe à une partie faciale relativement faible. Si l'on compare, par exemple la hauteur moyenne de la face avec un diamètre céphalique moyen (fonction de la longueur, de la largeur et de la hauteur de la tête) on a les indices suivants :

Singes inférieurs	73
Gibbons	56
Anthropoïdes	75 à 95
Homme	50

Cette ressemblance est contrariée par l'importance relative des orbites et des yeux du Gibbon. Le

volume de l'orbite égale 0,172 du poids (c'est-à-dire sensiblement du volume) du corps, et le volume de l'oeil 0,083, contre respectivement 0,040 et 0,013 chez l'Homme. Toutefois, comme l'a observé Schultz , "les dimensions relatives de ces organes sont principalement fonction de la taille totale, et chez le Gibbon elles n'excèdent pas celles qu'on trouve chez les autres Catarhiniens de même taille", (1940).

L'allure générale de la tête n'est pas du tout la même chez Hylobates concolor et chez Hylobates lar : l'implantation des poils donne à la tête du premier une forme curieusement amincie vers le haut, alors qu'une épaisse chape de poils arrondit la tête du second, dessinant très exactement le contour de la face. Chez les deux formes, les traits sont fins, le nez bien dessiné et légèrement saillant, et les yeux, très brillants, peuvent avoir selon l'instant un regard doux ou menaçant.

L'oreille, sans être de loin aussi grande que celle du chimpanzé, est plus grande que celle de l'orang, du gorille et de l'Homme. Elle ne présente pas de lobule, l'anthélix est saillant, l'hélix profondément enroulé. Chez H. Concolor, la bordure postérieure est plaquée à la tête.

Nous avons déjà vu que la couleur du pelage varie selon l'espèce, le sexe et l'âge.

De tous les Primates Catarhiniens, c'est le Gibbon qui possède la fourrure la plus dense (Schultz, 1931), comme il ressort du tableau suivant :

	Tête	:	dos
- Singes de l'Ancien Continent	910	:	866 poils par cm^2
- Anthropoïdes	307	:	276 "
- Gibbon	2035	:	1727 "

Les poils sont longs et grossiers chez Hylobates lar , ils sont beaucoup plus courts et fins chez Hylobates concolor concolor, siki, gabriellae.

La différence de coloration du pelage selon le sexe, que nous avons déjà signalée, fait partie du très faible dimorphisme sexuel secondaire des Gibbons, dimorphisme qui se réduit à des crêtes temporales un peu plus fortes et un peu plus rapprochées (quelques millimètres) chez le mâle, et à une différence d'une dizaine de millimètres dans la hauteur de la couronne des canines.

Nous n'insisterons pas longuement sur les traits anatomiques qui sont bien connus pour la plupart et dont nous retrouverons certains dans la seconde partie de cet ouvrage.

a) Crâne, face, mandibule et denture.

Ce qui frappe dans le crâne d'Hylobates c'est un ensemble de traits dont les uns le rapprochent des Cynomorphes, (absence de sinus frontal, contour de l'orifice nasal effilé vers le bas, suture coronale s'enfonçant en coin entre les pariétaux, intercalation du frontal entre la lame criblée de l'ethmoïde et le sphénoïde),

les autres de l'Homme (absence de bourrelet sus-orbitaire et de superstructures, réduction de la face par rapport au crâne, arcades zygomatiques légères, trou occipital placé nettement sous le crâne quoiqu'en position reculée, fosses canines),

certains enfin de formes archaïques telles que les Lemuridae (grandes dimensions relatives des orbites).

La capacité crânienne relative place le Gibbon entre l'Homme et les Anthropoïdes.

	Capacité absolue	Capacité relative par 100 kgs de poids corporel
Gorille	450 à 590 cc	34 cc
Chimpanzé	370 à 380 cc	760 cc
Orang	375 à 385 cc	640 cc
Gibbon	80 à 110 cc	1580 cc
Homo	1350 à 1550 cc	2380 cc

La cavité glénoïde est plate et limitée en arrière par une apophyse post-glénoïde de longueur variable (E. Genet-Varcin, op. cit.)

Fait qui n'est jamais souligné et qui est unique chez les Pongidae, on remarque une amorce notable d'apophyse mastoïde, variable selon les individus.

La face est petite, et d'un prognathisme faible.

Le corps de la mandibule est long, son bord inférieur est convexe sous les premières molaires, la branche montante est large, basse, et inclinée vers l'arrière.

Bien que l'aspect de la mandibule d'Hylobates soit beaucoup plus gracile que chez les autres Pongidae, l'indice de robustesse (rapportant l'épaisseur à la hauteur du corps mandibulaire), donne des résultats à peine inférieurs à ceux qu'on obtient pour le Gorille et le Chimpanzé. Cela s'explique par le fait que si le corps de la mandibule du Gibbon est moins épais que celui des Anthropoïdes il est aussi moins élevé : les deux dimensions définissant l'indice diminuant toutes deux celui-ci ne varie pas sensiblement (D. Ferembach, 1958).

La symphyse est courte, sa face postérieure comporte une fosse génienne comme chez les Ponginae mais pas de plaque simienne, ni de planum alvéolare. L'échancrure sigmoïde est large et peu profonde.

La forme générale de la mâchoire est upsiloïde (comme celle des Anthropoïdes).

Les incisives supérieures, qui présentent à la base de la couronne un léger relief lingual sont implantées obliquement vers le bas et vers l'avant, les incisives inférieures sont sensiblement verticales, et, fait unique chez les Pongidae, qui n'est jamais souligné, elles sont légèrement recouvertes à leur sommet par les supérieures.

Les canines qui présentent aussi un léger cingulum, ont la forme d'un croc, pointe

recourbée vers l'arrière, et sont très développées surtout à la mâchoire supérieure. Le diastème varie avec les individus, il est souvent plus prononcé à la mâchoire inférieure.

Les deux prémolaires supérieures ont deux cuspides et trois racines. Les inférieures ont deux racines, la première de ces dents ne comporte qu'une pointe allongée mésio-distalement.

Les molaires n'ont pas de ridules. Celles du haut présentent trois racines et quatre cuspides, celles du bas deux racines et généralement cinq cuspides. Leur taille varie dans l'ordre II, I, III. Une crête relie proto et métacone.

Diverses études ont montré la grande variabilité[1] et la fréquence des "anomalies" dentaires chez le gibbon (Lönnberg E., 1931[2] - Simonetta, A. 1955[3], ainsi que certains caractères archétypiques mandibulaires, spécialement chez H. concolor leucogenys (Dehaut, E.G., 1946[4]).

b) Tronc -

A l'inverse de ce qu'on constate chez les Ponginae, le thorax du Gibbon s'évase de bas en haut. Il est nettement plus large que profond. Comme chez tous les Anthropoïdes, l'omoplate a une position dorsale et un allongement cranio-caudal. Le sternum est considérablement plus large que celui des singes inférieurs, de même que le bassin, qui est à beaucoup d'égards intermé-

---

1. Frisch, J. "La variabilité dentaire dans une population de Gibbons, Hylobates lar", 1960.
2. "The homologies of the incisors of the higher Primates in the light of some abnormalities in the dentition of the Gibbon".
3. "Osservazione su tre casi di dentizione anormale in Ilobatini."
4. "Manifestations archétypiques".

diaire entre le bassin étroit des Cynomorphes et le bassin très large des Ponginae.

La colonne vertébrale, dans ses divers segments, a subi des modifications importantes chez tous les Primates supérieurs.

A cet égard, le Gibbon se situe de la façon suivante par rapport aux Cynomorphes, aux Ponginae et à l'Homme :

	Catarhiniens inf.	Ponginae	Gibbon	Homme
Vertèbres (moy.)				
Dorso-Lombaires	18,9	16-16,8	17,9	17
Sacrées	3	5,1 - 5,6	4,4	5,2
Coccygiennes	28	2,8 - 3,2	2,7	4,2

Il faut spécifier toutefois que les vertèbres dorsales sont au nomnre de treize chez le Chimpanzé et le Gorille, et de douze chez l'Orang, le Gibbon et l'Homme.

Trait qui n'est jamais souligné · alors que la colonne vertébrale des Ponginae ne présente que deux courbures, l'une cervicale, peu prononcée, l'autre dorso-lombo-sacrée, convexe dorsalement, chez le gibbon cette dernière est scindée en deux, légères mais perceptibles, l'une dorsale, convexe dorsalement, l'autre lombo-sacrée convexe ventralement.

c) Membres supérieurs -

En valeur absolue, l'humérus du Gibbon est inférieur à celui des Ponginae. Les chif-

---

1. Toutefois, on en rencontre parfois treize chez certaines sous-espèces d'Hylobates.

fres obtenus par différents auteurs (Schultz 1937 ; Le Gros Clark et Thomas 1951 ; D. Ferembach 1958) varient de la façon suivante :

Chimpanzé	252-345
Gorille	332 - 493
Orang	300- 409
Gibbon	87 - 254

Chez Hylobates (comme d'ailleurs chez Ateles), à la concavité antérieure de l'extrémité inférieure de l'os, s'ajoute une déviation en sens inverse de la moitié supérieure de la diaphyse, qui prend alors la forme d'un S étiré (D.Ferembach, op. cit.)

L'indice de robustesse de l'os qui rapporte la circonférence prise au milieu de la diaphyse à la longueur totale de l'humérus, permet en moyenne les comparaisons suivantes :

Chimpanzé	23,9
Gorille	23,9
Orang	19,3
Gibbon	14,0

(d'après Ferembach)

L'importance de la

crête delto-pectorale est variable chez les Ponginae : elle décroit du Chimpanzé au Gibbon en passant par le Gorille et l'Orang.

L'épicondyle, et l'épitrochlée

décroissent en développement du Gorille au Chimpanzé, à l'Orang et au Gibbon.

La lèvre médiane bien marquée de la trochlée, qui distingue les Cynomorphes des Antropomorphes, n'a pas d'aspect bien caractéristique chez le Gibbon, où son dessin est variable.

Le cubitus du Gibbon est de loin celui qui présente la moindre courbure de tous les Anthropomorphes.

La section est triangulaire, comme elle l'est parfois chez l'Orang et très rarement chez le Chimpanzé.

Le radius ne présente pas de courbure. L'aplatissement est transversal, alors qu'il se fait d'avant en arrière chez le Gorille, le Chimpanzé et l'Orang (par ordre décroissant), ainsi que le montre l'indice : diamètre antéro-postérieur x 100 : diamètre transverse

Chimpanzé	88,1
Gorille	80,0
Orang	96,0
Gibbon	125,5
Macaque	72
Atèles	210,7

(d'après le Gros Clark et Thomas.)

d) Membres inférieurs -

La section du péroné est triangulaire comme chez beaucoup de grands singes. En vue latérale la coupe du fémur est rectiligne, le grand trochanter se trouvant seul rejeté en avant. Cette rectitude est encore plus accusée que celle de l'Orang et de l'Atèle. Chez tous les Catarhiniens, il existe une concavité antérieure plus ou moins accusée selon les cas.

Les indices de robustesse sont les suivants :

Chimpanzé	25,6	(moyenne)
Gorille	29,8	
Orang	23,1	
Gibbon	17,2	
Macaque	24,2	
Cynocéphale	22,0	
Atèles	20,0	

En ce qui concerne le relief osseux, il convient de souligner que chez le Gibbon comme chez l'Orang et l'Atèle, des crêtes n'existent que très rarement en avant du petit trochanter.

La rugosité tibiale est nulle, contrairement à ce qu'on constate, dans l'ordre décroissant, chez le Gorille, le Chimpanzé et l'Orang. La crête tibiale (tiers moyen de la surface postérieure) ne se rencontre jamais chez le Gibbon. Elle est faible chez l'Orang et un peu plus accentuée chez les Ponginae africains.

Les indices de platycnémie s'établissent comme suit :

Chimpanzé	65,0
Gorille	65,3
Orang	73,0
Gibbon	62,7
Macaque	69,3
Gynocéphale	63,5

L'astragale est proportionnellement assez haut, surtout chez les sujets jeunes

L'indice rapportant la longueur du calcanéum à la longueur du talon met le Gibbon sensiblement à égalité avec les Macaques et les Cynocéphales, très en dessous des Ponginae.

Par contre, l'indice rapportant la longueur du calcanéum à la largeur minimum du talon se présente comparativement comme suit :

Chimpanzé	30,2
Gorille	28,7
Orang	29,3
Gibbon	30,3
Cynocéphale	24,5 (d'après Volkov et D. Ferembach.)

L'anatomie osseuse du Gibbon confirme donc l'impression générale de gracilité et d'étirement, qui va avec la rectitude des os longs. Mais divers autres caractères en font un être très composite et l'apparentent tantôt aux Cynomorphes et même à certains Platyrhiniens, tantôt aux Ponginae, tantôt à l'Homme.

Nous retrouverons plus loin certaines de ces particularités, notamment celles qui vont de pair avec le mode de locomotion.

e) Muscles et système nerveux -

Il en sera de même pour les muscles dont nous retrouverons les plus importants à propos des fonctions de préhension et de locomotion.

Notons seulement que si tous les musclesfléchisseurs des membres supérieurs sont étirés et développés, notamment ceux qui s'attachent à l'épitrochlée (grand et petit palmaire, cubital antérieur, fléchisseur commun superficiel des doigts,) leur développement est moindre cependant qu'on ne s'y attendrait chez un tel brachiateur. Par contre, les muscles abdominaux et les muscles de la cuisse (spécialement le biceps fémoral) sont plus développés qu'on ne pourrait croire à priori chez un animal utilisant ce mode de locomotion. [1]

Les études faites sur la musculature faciale du Gibbon par Huber (1930) montrent que celle-ci présente un mélange de traits dont les uns sont primitifs et les autres sont frappants par leur caractère évolué qui place les Hylobates très au-dessus des Catarhiniens inférieurs.

Le cerveau du Gibbon a un volume moyen égal à 98 cc (maximum : 130 cc), ce qui est nettement supérieur à celui des Catarhiniens de même taille [2]. La dominance du cortex moteur

---

1. Comp. Stewart, T.D. "The Musculature of the anthropoïds, neck and trunk", 1936

2. En ce qui concerne l'évolution des plis de passage de Gratiolet et le développement de l'aire d'association de Flechsig, le Gibbon se situe au-dessus du Rhesus, au niveau du Mangabey et du Singe-Araignée et au-dessous des grands Anthropoïdes (Polyak, op. cit.)

sur les centres sous-corticaux est beaucoup plus développée que chez les singes mais pas autant qu'elle l'est chez les grands Anthropoïdes (Fulton et Keller ,1932 - Carpenter , 1940). L'aire brachiale du cortex est particulièrement grande chez le Gibbon, corrélativement aux extraordinaires facultés brachiatrices de celui-ci.

Mais l'encéphale est fissuré et il y a une fossa subarcuata ou fosse flocculaire pour le paraflocculus du cervelet.

L'étude des viscères thoraciques et abdominaux montre de ce point de vue, le Gibbon doit être rangé dans le même groupe que les grands Anthropoïdes et l'homme. Il se rapproche plus spécialement de celui-ci par la conformation de son foie [1].

Pour ce qui a trait à l'organe phonatoire [2] il ne semble pas que le Gibbon soit spécialement doué structuralement ; notamment, à la différence du Siamang et des grands anthropoïdes il ne posséde pas de sacs laryngiens. Mais nous retrouverons plus loin l'importante question de sa phonation.

Les organes des sens chez les Primates , notamment l'oeil [3] ont été l'objet d'études récentes (Polyak, S. 1957 - Rohen 1961-62). Le Gibbon bénéficie, comme tous les Catarhiniens, de la vision trichromatique (perception du rouge) qui s'est substituée à la vision bichromatique des primates inférieurs [3] . Sa vision stéréoscopique est complète car ses yeux sont nettement dans le plan

---

1. Cf; Yuroskaia, "Variations de la forme et de la structure du foie chez les Primates." 1962
2. Cf. Némai, Jos. "Das Stimmorgan des Hylobates". 1926.
3. L'étude du fond de l'oeil chez Hylobates albimanus montre que les vaisseaux choroïdaux sont plus accentués que chez le Chimpanzé et l'Homme, et la cavité fovéale nettement plus petite.

frontal. Pour certaines particularités de la réception sensorielle, il semble qu'il se classe très près de l'Orang (Tigges, J. 1963 [1]).

-Elements dermatologiques et sérologiques -

La peau des Primates est en cours d'étude approfondie et pluri disciplinaires (Mantagna, W. et Yun, J.S. 1962 - Montagna, W. - Parakkal P. - Ellis R.A. 1962.)

On a vu que la densité du pelage d'Hylobates est plus forte que celle des autres Anthropomorphes et a fortiori que celle de l'Homme. Par la proportion de ses glandes sébacées, le Gibbon semble se rapprocher plutôt des Cynomorphes.

En ce qui concerne les glandes sudoripares, (notamment celles du creux de l'aisselle) et la vascularisation du derme, l'Homme occupe une place à part qui ne peut se comparer à celle d'aucun autre Primate. [2]

L'innervation présente chez tous les Primates des structures comparables, et l'on constate chez tous ceux-ci une similitude du contenu enzymatiques des organes terminaux [3].

Non plus que les autres Primates non-humains, le Gibbon ne présente le développement des corpuscules de Meissner que l'on constate chez l'Homme et à l'instar de ceux-ci, il ne possède pas non plus les disques tactiles de Merkel-Ranvier, que l'on observe chez le Chat, le Porc, et chez l'Homme (Winkelman, R.K. 1962 [1]).

---

1. "On color vision in Gibbon and Orang-utan"
2. Il y a chez le Gibbon comme chez le Macaque, le Mangabey et certains Hapalidae, une accumulation de glandes sudoripares sur la partie antérieure du thorax et sur les bras. (Montagna et Ellis, in Buettner-Janusch, 1963.)
3. Winkelmann, in Buettner-Janusch, 1963. Les réactions biochimiques des terminaisons nerveuses chez le Gibbon semblent toutefois différentes de ce qu'elles sont chez les Pongidae et chez l'Homme

1. "Cutaneous sensory end-organs of some anthropoid apes".

L'étude du sang des Primates a été rénovée par des techniques récentes, notamment l'électrophorèse bi-dimensionnelle en gel d'amidon (Smithies, 1955). En fonction de certaines méthodes et de certains éléments de comparaison (Précipitines) le Gibbon paraît se placer le plus près de l'Homme [2]. Comme tous les Primates (à l'exception du Chimpanzé) il ne se distingue pas de l'Homme quant aux phénotypes des transferrines du sérum.

L'analyse de l'hémoglobine, notamment la constellation des composantes situées autour de la zone albuminique, de même que celle des céruloplasmines ont conduit Goodman (1962) à rapprocher le Gorille et le Chimpanzé de l'Homme et à en éloigner l'Orang et le Gibbon.

Par contre les travaux fondés sur les propriétés antigéniques des protéines homologues chez les Primates seraient en faveur d'une étroite parenté phylogénique entre l'Homme et les quatre anthropoïdes (un rapport moyen existe avec les Cercopithecoidea, lointain avec les Ceboidea et les Prosimii.) Ces études confirment les conclusions tirées de l'analyse des précipitines (Kramp, P. 1956, Boyden A.A. 1958 - Paluska, E. et Korinek, J. 1960 - Williams, A. et Wemyss , C.T. 1961).

De toutes ces données morphologiques, anatomiques et histologiques, on relève donc une impression composite en constatant que si un bon nombre d'entre elles semblent rapprocher le gibbon de l'Homme, nombreuses sont aussi celles qui le situent près des Ponginae, mais également des Catarhiniens inférieurs, quand ce n'est pas des Platyrhiniens, voire des Prosimiens..

Par là se confirme encore cette originalité des Hylobates, que l'étude d'autres éléments va peut-être nous permettre de mieux définir.

---

2. Avec la méthode dite des Hémolysines, c'est l'Orang qui s'en rapproche le plus.
En ce qui concerne les groupes sanguins, Cf. Moor-Jankowski, Wiener et Gordon, "Blood groups of Apes and monkeys", Folia Primatologica, VL. 2 n° 3, 1964.

CHAPITRE TROISIEME

- DONNEES PALEONTOLOGIQUES -

Les récents travaux de Denise Ferembach (1958) ont conduit à reconsidérer la généalogie des Hylobatinae, qu'on croyait relativement bien établie, au moins jusqu'à une époque reculée du Tertiaire.

Des auteurs tels que C. Arambourg, Gregory, Le Gros Clark, Leakey, Schlosser, admettent une filiation Propliopithecus-Pliopithecus-Hylobatinae [1]. Pour Kälin et E. Genet-Varcin, Pliopithecus et Propliopithecus se trouvent sur des lignées différentes, celui-ci devant être considéré comme un Pongidé primitif déjà "engagé dans la voie qui conduira aux Pongoïdea actuels". (op. cit.)

---

1. Pour le Gros Clark et Leakey, il faut insérer aussi Limnopithecus dans cette généalogie, entre Propliopithecus et Pliopithecus.

Il ne resterait donc plus en ligne que Pliopithecus (restes de Sansan, de Touraine, d'Autriche, de Tchécoslovaquie, etc ... d'âge miocène inférieur et supérieur).

Pour von Koenigswald et D. Ferembach cette forme aurait plutôt des affinités avec les Ponginés.

Pour Hürzeler, après une étude comparée des molaires de Pliopithecus et d'Hylobates leuciscus de Java, il pourrait fort bien y avoir une filiation Pliopithecus-Hylobatinae. Cependant la symphyse de la mandibule de Sansan qui se prolonge jusque sous P_2 est plus épaisse et plus longue que celle du Gibbon actuel chez lequel elle s'arrête sous la partie moyenne de P_1. Une telle symphyse semble exclure Pliopithecus de l'ascendance immédiate d'Hylobates (E. Genet-Varcin, op. cit.)

Quant à Epipliopithecus du miocène moyen de Tchécoslovaquie , il présente un mélange très varié de caractères qui l'apparentent aussi bien aux Prosimiens, aux Platyrhiniens qu'aux Ponginae et Hylobatinae. C'était un Pongidé très primitif, sans queue, mais très certainement quadrupède .

Enfin, divers restes, Prohylobates (en provenance d'Egypte, Fourteau , 1920), Pliopithecus posthumus d'Ertemte en Mongolie, étudié par Schlosser, sont "les premiers douteux, les second indéterminables" (E. Genet-Varcin, op. cit.)

- Hylopithecus découvert en Inde (Nagri) se réduit à une seule molaire inférieure.

Le fémur trouvé à Eppelsheim en 1895 a appartenu à une forme pour laquelle Pohlig proposa le nom de Paidopithex, nom auquel Dubois substitua celui de "Pliohylobates", l'os se rattachant d'après lui à un Gibbon géant. Ce fémur est en effet remarquable par la rectitude de sa diaphyse. L'angle du col est très près de ce que l'on calcule pour le Gibbon. Le col est court, le petit trochanter forme une éminence arrondie. Schlosser rattache ce reste à un Dryopithécien. [1]

Enfin, la question se pose de savoir si Limnopithecus (legetet et macinnesi) est un Hylobatiné ? Les deux espèces, dant la première est plus petite que la seconde étaient sensiblement de la taille du Gibbon actuel. La mandibule est comparable à celle de ce Primate, quoique plus robuste. La canine supérieure, en sabre, ressemble également à celle d'Hylobates. Cependant la région symphysaire est plus anguleuse et la symphyse plus longue dans ces formes fossiles.

Après son étude de la morphologie des dents, D. Ferembach (op. cit.) rapproche L. legetet des Ponginae (spécialement du Chimpanzé) et L. macinnesi du Chimpanzé, du Gorille, du Colobe et du Macaque.

De même, l'étude des membres de L. macinnesi marquerait sa ressemblance non avec les Hylobatinae mais avec le Chimpanzé et le Colobe.

Le Gros Clark et Thomas (1951) ont été d'avis que "Limnopithecus n'était pas un animal brachiateur comme les Gibbons modernes. Quoiqu'il puisse bien avoir été arboricole dans ses habitudes, on peut présumer que ses activités avaient plus d'affinités avec celles de certains singes cercopithécidés actuels."

Pour Denise Ferembach, Limnopithecus n'était pas un brachiateur comparable au Gibbon mais il pouvait se déplacer dans les arbres en se suspendant par les mains à la façon du Chimpanzé : elle souligne en effet le développement de l'épitrochlée, saillante et épaisse, comparable à celle du chimpanzé. On peut penser que ce développement est en rapport avec celui des muscles

---

1. J. Piveteau, "Behavior and ways of fossil Primates" op. cit.

qui s'y insèrent. Or ceux-ci (grand et petit palmaires, cubital-antérieur, fléchisseur commun superficiel des doigts, rond pronateur) sont tous (à l'exception du dernier) des fléchisseurs soit de la main sur l'avant-bras, soit des doigts et c'est dans la brachiation qu'ils agissent avec le plus de force puisqu'ils supportent alors le poids de l'animal (op. cit.)

L'auteur insiste également sur la rectitude de la diaphyse de l'humérus, la forme de la tubérosité bicipitale, le redressement de la tête du cubitus et aussi sur la morphologie et la position de la petite cavité sigmoïde.

Elle rappelle que chez les marcheurs quadrupèdes, tels que les Cynocéphales terrestres cette surface articulaire forme un buttoir contre lequel vient s'appuyer le radius. Ce buttoir est encastré dans l'os et dirigé nettement vers l'avant.

Chez les Anthropomorphes, on constate que la petite cavité sigmoïde se plaque contre l'os, sur la face interne. "Il semble que cette disposition puisse s'expliquer par la suspension brachiale, pendant laquelle l'avant-bras se trouve dans le prolongement du bras. Le radius n'a plus besoin alors de s"appuyer vers l'arrière, et les mouvements de pronation et de supination peuvent se faire avec une plus grande aisance" (op. cit. p. 75)

Pour Le Gros Clark et Thomas, Limnopithecus est un Gibbon primitif en raison de la morphologie de l'extrémité inférieure de l'humérus, du col du radius et du petit trochanter fémoral, de l'allongement de l'humérus et du fémur, de la diaphyse rectiligne, aux empreintes musculaires peu marquées. Mais constatant par ailleurs d'autres caractères rappelant les Cynomorphes (proportions et robustesse des membres, orientation de la tête humérale, développement de la crête supinatrice, inclinaison de la tête radiale, forme de l'olécrâne, facette cuboïde du calcanéum) les auteurs estiment que Limnopithecus aurait été un singe quadrupède non brachiateur, dont le mouvement dans les arbres devait ressembler à celui des Macaques, marcheurs-grimpeurs.

Au contraire, D. Ferembach ayant relevé sur Limnopithecus des traits voisins de ceux du Chimpanzé et des Colobinés, est d'avis qu'il était essentiellement arboricole et pouvait très bien se déplacer dans les arbres selon le mode quadrupède ou le mode brachiateur.

En outre, constatant chez Limnopithecus certaines particularités du calcanéum qui d'après le Gros Clark et Thomas devaient permettre à Proconsul de reporter dans la position dressée, le poids du corps vers le talon et d'assurer ainsi l'équilibre mieux que ne peuvent le faire les Ponginae actuels, D. Ferembach tient que Limnopithecus devait avoir les mêmes possibilités et être capable d'adopter la station verticale, surtout lorsqu'il était à terre.

Si l'on admet la conclusion de cet auteur, étant donné qu'aucun Hylobatidé n'a été retrouvé en Europe ni en Afrique dès l'oligocène, il faut supposer que la forme ancestrale a émigré très tôt (éocène ?) sur un autre continent, l'Asie, pour y poursuivre son évolution. On retrouve un Gibbon subfossile dans le Pléistocène de l'Archipel Malais, (Hoïjer 1960) et la molaire inférieure (Hylopithecus) trouvée en Inde dans l'horizon de Nagri constituerait alors peut-être le seul jalon de sa migration précoce et générale vers l'est ?

La paléontologie ajoute donc encore une originalité à la forme que nous étudions. Nous essaierons de l'élucider plus loin à l'aide d'autres éléments.

CHAPITRE QUATRIEME

- DONNEES PHYSIOLOGIQUES -

- Périodes de vie - Croissance -

La tendance générale à l'augmentation en durée des principales périodes de la vie qui atteint son point extrême chez l'Homme, se manifeste appréciablement chez le Gibbon.

Déjà la durée de la gestation, qui est de 18 semaines chez le Lémur, de 24 chez le Macaque, passe à 30 chez le Gibbon. Elle est en moyenne de 37 à 38 semaines chez le Chimpanzé l'Orang et l'Homme, probablement de 38 à 39 semaines chez le Gorille [1].

La durée de la période infantile (jusqu'aux premières dents définitives) de la période juvénile (jusqu'aux dernières dents définitives) et de la vie totale ressort du tableau suivant :

Période :	infantile	:	juvénile	:	Longévité
Lémur	9 mois		1 an 1/2		14 ans
Macaque	2 ans		2 ans 1/2		17 ans
Gibbon	2 ans 1/2		6 ans		29 ans
Chimpanzé	2 ans 3/4		10 ans		33 ans
Homme	6 ans		14 ans		70 ans et plus

(d'après A. Schultz)

1. Cf. A. Urbain et Rode "Les Singes Anthropoïdes" Comp. A Schultz, "Postembryonal Age Changes", 1956.

Mais le stade de maturité à la naissance est beaucoup moins avancé chez les Primates supérieurs que chez les Lémuriens et les Singes, autrement dit plus l'on s'élève dans l'échelle primatologique, plus le nouveau-né est vulnérable et requiert de soins.

Le taux de croissance relative pré et post-natale du Gibbon, comme d'ailleurs celui des autres Primates supérieurs, ne présente guère de différence avec celui de l'Homme. Par exemple, il est sensiblement le même pour la croissance :

- du périmètre thoracique par rapport à la hauteur du tronc (-)
- du diamètre thoracique transverse par rapport au diamètre saggittal (+) [1]
- de la longueur totale des membres supérieurs par rapport à la hauteur du tronc (+), sauf pendant le dernier tiers de la gestation (-)
- de la longueur totale des membres inférieurs par rapport à la hauteur du tronc (+) sauf pendant le dernier tiers de la gestation.
- de la largeur de la main par rapport à sa longueur (-)

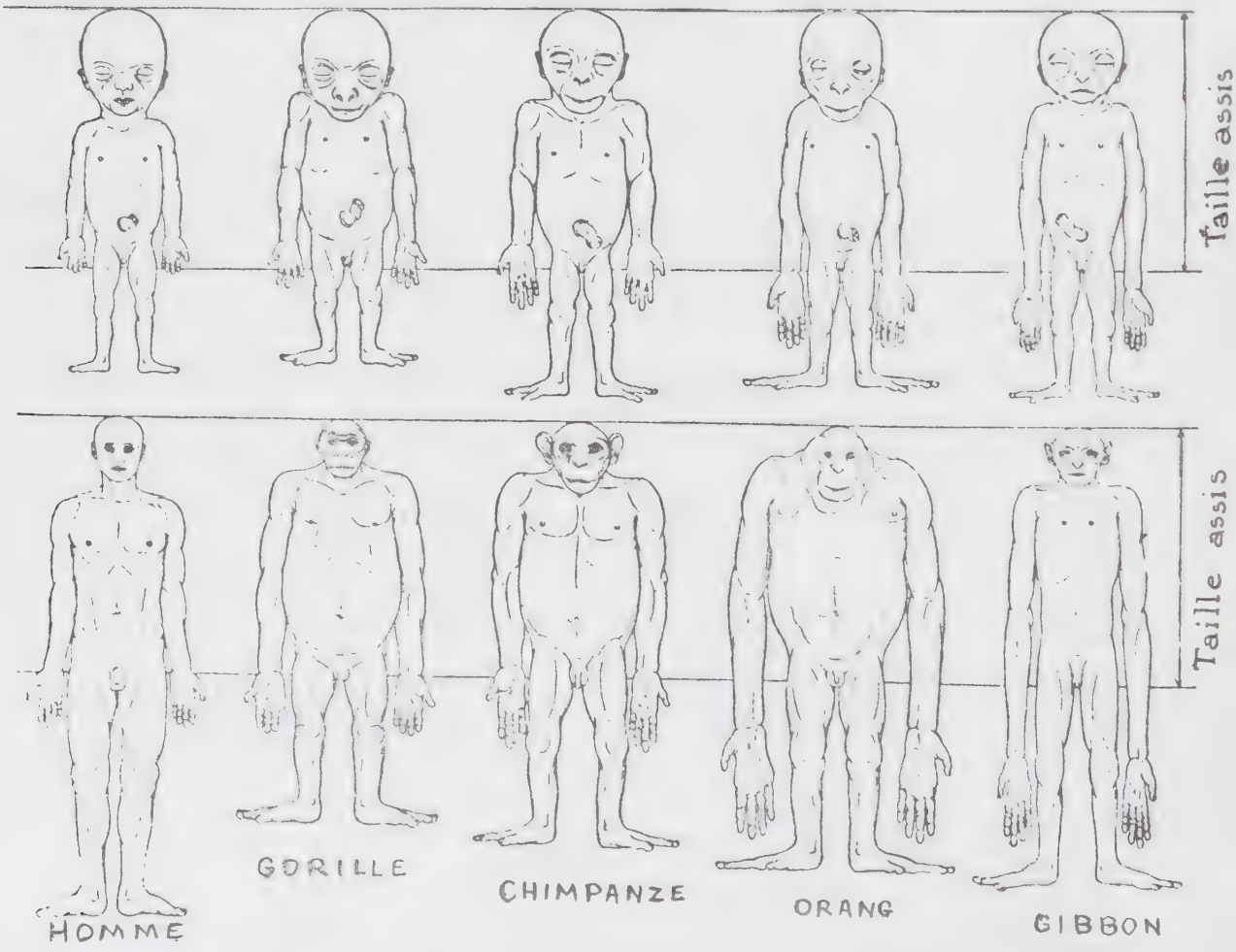


Diagramme montrant les proportions du corps chez les Anthropomorphes et chez l'Homme (foetus et adultes) pour une même taille assis. - D'après A.H. Schultz.

1. Opposée chez les Primates inférieurs.

- de la largeur du pied par rapport à sa longueur (-)

- de la longueur du pouce par rapport à la longueur de la main (-) , pendant la vie prénatale seulement ;

- du diamètre céphalique moyen par rapport à la hauteur du tronc (-)

- de la largeur du nez par rapport à la largeur de la face (-)

- de la largeur interoculaire par rapport à la largeur de la face (-).

- Pour d'autres segments du corps la croissance se fait dans le même sens que chez l'Homme mais dans des proportions différentes.

Par exemple, la décroissance de la longueur totale des membres supérieurs par rapport aux inférieurs n'est pas aussi prononcée, non plus que la croissance des membres inférieurs par rapport à la hauteur du tronc

Au contraire, la croissance de l'avant-bras par rapport au bras est beaucoup plus accentuée que chez l'Homme, de même que la croissance de la hauteur de la face par rapport à celle de la hauteur totale de la tête.

- Enfin, certaines modifications de croissance se font en sens inverse chez l'Homme et chez le Gibbon (comme chez les autres anthropomorphes) : tel est le changement de position relative des mamelons, qui se déplacent vers le haut chez tous les anthropomorphes et vers le bas chez l'Homme (exception faite pour le dernier tiers de la gestation).

En ce qui concerne plus spécialement la croissance relative du bras, de l'avant-bras et de la main, la comparaison entre l'Homme et le Gibbon (Hylobates concolor et Hylobates lar pileatus) fait ressortir que :

1) pour le foetus de 3 semaines, les trois segments des membres supérieurs sont sensiblement à égalité, le premier un peu plus long chez l'Homme, le deuxième un peu plus long chez le Gibbon, le troisième rigoureusement égal dans les deux formes ;

2) pour le foetus de 16 semaines, la différence s'accroît pour le bras, elle demeure la même pour l'avant-bras et en ce qui concerne la main, l'égalité est rompue en faveur du Gibbon (27% de la longueur totale du membre contre 24%).

3) pour le nouveau-né, la différence des premiers segments diminue très légèrement, celle des seconds s'accroit considérablement et pour la main, la différence s'inverse et c'est la main humaine qui devient la plus longue relativement ;

enfin pour l'adulte, le bras de l'Homme tout en occupant une portion moindre du membre total (41%) que chez le foetus de 16 semaines, accroît encore sa différence par rapport à celui du Gibbon.

L'avant-bras de ce dernier atteint son extension maximum sur le membre total (40 %) et maintient son avantage sur l'avant-bras humain.

Quant à la main, elle régresse chez les deux formes dans son extension relativement au membre total, et la différence entre l'Homme et le Gibbon s'amenuise en demeurant légèrement à l'avantage du premier.

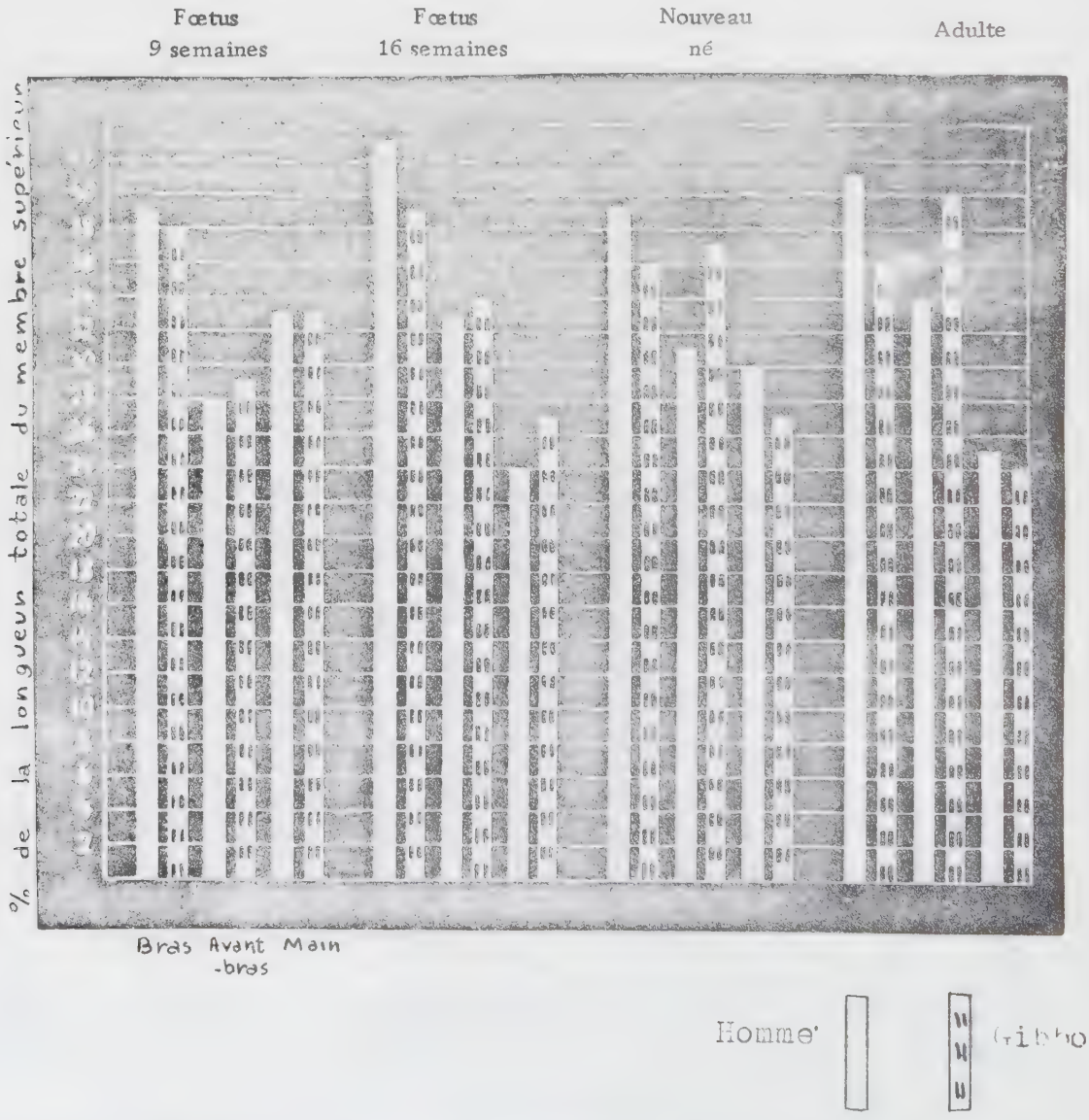


Diagramme des changements de proportions dans le membre supérieur chez l'Homme et le Gibbon au cours de la croissance

(d'après A.H. Schultz).

Une contribution importante a été apportée ces dernières années à l'étude de la croissance comparée des crânes de l'Homme et des Anthropoïdes par A. Delattre et Fenart qui utilisent la méthode vestibulaire.

On sait que, dans les grandes lignes tout au moins, la forme générale du crâne de l'Homme et des Anthropoïdes est à peu près la même à la naissance mais qu'une différenciation se produit au cours de la croissance post-natale par deux processus.

Le premier consiste chez l'Homme en un accroissement sensiblement parallèle du massif facial et du neurocrâne;

chez les grands Anthropoïdes, l'accroissement du massif facial est proportionnellement beaucoup plus important que celui du neurocrâne. Toutefois, chez le Gibbon cette différence est nettement moins accentuée.

Le second, dont l'évidence est liée à l'utilisation de la méthode vestibulaire, consiste en une "rotation" ontogénique (et phylogénique) du crâne autour de l'axe idéal appelé axe vestibien. Cette rotation s'effectue, pour l'Homme, dans le sens des aiguilles d'une montre (crâne vu du côté gauche), elle est dite positive. Elle est en sens inverse pour les Anthropoïdes.

Tout le crâne ne tourne pas autour de l'axe vestibien : les plans alvéolaires et le plan palatin se stabilisent très vite à 30° sous l'horizontale vestibulaire, et tous les points singuliers du crâne ont leur trajectoire propre.

Sans entrer ici dans les détails, il n'est pas inutile, du point de vue qui nous préoccupe, de souligner certains aspects du récent travail dirigé par A. Delattre (1964) [1] sur la position vestibulaire du point z de Klaatsch au cours de quelques ontogenèses crâniennes comparées".

On sait que ce point est situé à l'intersection des deux droites passant par Bregma-Basion et Glabelle-Lambda.

---

1. Cf. Delattre, Fenard, Darras, Becart, Pelerin, Bull. et Mem. de la Société d'Anthropologie de Paris. Cf. également à ce sujet, Falkenburger (1912, 1938, 1941, 1951 - Imbelloni 1921, Solar 1933 Parenti 1952 et D. Ferembach 1956

La position de ce point dans les axes vestibulaires est fonction de celle des quatre points considérés.

La comparaison a porté sur des crânes d'Homme, d'Anthropomorphes (Hylobates, Pongo, Pan, Gorilla) et aussi d'un non-Primate (Felis domesticus).

Or certains caractères des courbes ontogéniques relatives au Gibbon (points singuliers classiques et point de Klaatsch) mentionnés parmi bien d'autres par les auteurs, risquent de passer inaperçus.

Les plus typiques sont, bien entendu, les courbes des points de la voûte, avec une rotation négative précédée d'une rotation positive. Mais pour le Gibbon "L'angulation entre les deux parties des courbes est la plus nette de tous les Anthropomorphes, et la courbe du point de Klaatsch leur ressemble", et les auteurs d'ajouter (c'est nous qui soulignons) : "Ces courbes sont plus postérieures que celles d'un Mammifère quadrupède (la rotation phylogénique de l'arrière crâne est nette et la partie fronto-pariétale de la voûte est bien incurvée."

Il faut également noter que le "crochet" présenté par la courbe à son extrémité distale et qui correspond à la rotation que les auteurs appellent "négative" chez les Anthropoïdes, se retrouve sur la courbe de l'Homme ...

Les auteurs expliquent cette "anomalie" par le cheminement particulier du basion humain qui est rectiligne.

Quoi qu'il en soit, on ne peut manquer d'être frappé par l'originalité de la courbe d'Hylobates, qui diffère notablement de celle de l'Orang et du Gorille, et se rapproche, en plus "ramassé", de celle de l'Homme, ainsi que, dans une proportion un peu moindre de celle du Chimpanzé.

En ce qui concerne l'importance relative comparée du cerveau par rapport au corps et aux divers âges, les travaux de A. Schultz (1941) effectués sur 385 Primates (foetus, infantiles, juvéniles, sub-adultes et adultes) nous permettent de situer le Gibbon de la façon suivante :

- à l'âge adulte, avec un indice de 1,88 - 1,99 (Hylobates lar) et 1,55 - 1,63 (Hylobates cinereus) il vient après le Saïmiri Oerstedii (2,96 - 3,12), le Cebus capucinus (2,63) et l'Homme (2,05 - 2,11). Il vient avant le Chimpanzé (0,86 - 0,87), l'Orang-Outan (0,56 -0,93) et le Gorille (0,57).

- à l'âge infantile [1], le Gibbon vient en tête de tous les Primates, l'Homme compris Avec un indice de 13,56 - 15, 50 (Hylobates lar pileatus) il se classe en effet avant Ateles Geoffroyi (9,41), avant l'homme (8,555) avant l'Orang-outan (7, 60) et bien avant le Chimpanzé (4,99) et le Gorille (4,16).

- Alimentation

Dans leur milieu sylvestre, les Gibbons sont essentiellement frugivores. On a observé que les fruits dont ils se nourissent sont d'une quinzaine de variétés au moins, parmi lesquel les diverses figues et des raisins sauvages (Diosoyros Ebenaceae ou "Bamoo", Polyalthia cunonaceae, Knema corticosa, Elaecarphaceae, Gluta, Artocarpus, Platea icac inacae, Dysoxybem meliacae etc

Ils mangent aussi les feuilles d'un Acacia et de jeunes pousses.

Mais ils ne dédaignent pas non plus les oeufs, les insectes, les oiseaux (Carpenter, 1940)

En captivité, nous avons pu constater qu'ils s'accoutument facilement à un régime plus carné. Ils sont en outre friands de sucre, de réglisses, de gâteaux, de pommes, de citrons etc.. Par contre, ils ont pour les arachides un dédain presque comique.

---

1. Les éléments font défaut pour les Hylobatinae en ce qui concerne les autres âges.

Leur métabolisme [1] ne semble pas présenter de particularité très notable, à ceci près que, plus encore peut-être que les autres Primates, ils font un assez mauvais catobolisme de leurs urates, et leurs squelettes présentent de fréquentes déformations individuelles dues à l'arthritisme : 17% de cas notables ont été observés dans une population de 233 Gibbons (Schultz, 1934, 1956 [2])

Reproduction -

Comparé aux Cynocéphales, aux Macaques et même aux Chimpanzés, le Gibbon présente une bien moindre propension sexuelle.

Par la conformation des organes génitaux mâles, il se rapproche plus de certains cynomorphes que des autres anthropomorphes [3].

Il se situe à mi-distance entre les Catarhiniens inférieurs d'une part, les grands Anthropoïdes et l'Homme d'autre part quant à la conformation des organes génitaux femelles internes (Saglik G. 1938). Par contre, celle des organes génitaux femelles externes le place plus près de l'espèce humaine que n'importe quel autre Primate (Wislocki, 1929,1932- Dempsey, E.W. 1940-1949). Par les caractères du placenta, il appartient au même groupe que les grands Primates (Wislocki op. cit. comp. De Snoo, 1941).

La modification épidermique de la région génitale qui prévaut pendant l'oestrus chez les catarhiniens inférieurs, est absente chez le Gibbon comme dans l'espèce humaine.

En ce qui concerne les chromosomes, nous avons déjà signalé les travaux de H.P. Klinger, J.L. Hemerton, D. Mutton, E.M. Lang (1961) sur Hylobates lar , de Chu et Bender (1961), Chiarelli (1961) sur H. agilis et Hoolock. Chez tous les Primates le chromosome y est toujours le plus petit élément.

---

1. Stohl, G. "Characteristics of the metabolism of Primates", 1947.
2. Cf; sur cette question Hill, W.C.O. et Konagasuntheram, R. 1959
3. Le nombre de chromosones varie de 13 à 36 paires chez les Prosimii et les Singes. Il est de 22 paires chez le Gibbon, de 23 chez l'Homme, de 24 chez le Chimpanzé, le Gorille et l'Orang. (Bender et Chu, 1963).

La comparaison des caryotypes peut révéler certaines similitudes morphologiques qu'il est tentant d'utiliser en taxinomie. Toutefois, ces critères sont loin d'avoir la portée qu'on serait enclin à leur accorder : par exemple il paraît difficile de reconnaître à l'Homme et au Callicebus une étroite parenté du fait qu'ils présentent tous deux le même nombre de chromosones ? [1)]

Le cycle menstruel, qui montre d'assez grandes variations individuelles, paraît être en moyenne de 25-26 jours (Carpenter, 1941).

A la différence de tous les autres Primates non humains, la copulation n'est pas limitée par la période d'oestrus, (laquelle, nous l'avons vu, est aussi peu marquée chez le Gibbon que dans l'espèce humaine), et elle se poursuit même pendant la gestation. On a pu voir dans ces faits caractéristiques la concomitance biologique de certains traits éthologiques sur lesquels nous reviendrons plus loin, et qui sont eux aussi, spécifiques.

Peu d'accouplements ont été observés. Chez Hylobates lar d'après Carpenter, ils ont lieu dorso-ventralement [2)], la femelle se tenant d'un bras à une branche et serrant le mâle de l'autre bras, replié en arrière.

La durée de la gestation est de 30 semaines [3)]. Pendant le dernier tiers environ, la femelle gravide, à qui la conformation de son bassin ne permet pas de porter en station verticale réadopte la quadrupédie même dans ses déplacements terrestres ... C'est là un fait que nous avons personnellement observé et sur lequel nous avons déjà eu l'occasion d'insister en raison de ses importantes implications [1)].

---

1. Cf. M. Goustard et P. Grapin "Quelques acquisitions récentes en Primatologie", 1964
2. Toutefois, une copulation ventro-ventrale aurait été observée par H. Hayes, Directeur du Madison Zoo (Wisconsin) chez H. lar. (cité par Schaller, 1963).
3. Cf. Olivier, G. "Note sur la reproduction du Gibbon (Hylobates concolor)"

4 Pierre Grapin 1954

Dans certains cas de parturition observés, (Robinson 1925, Carpenter 1940) la femelle mangeait une partie seulement du placenta et le mâle l'autre partie. La gémellité semble aussi exceptionnelle que chez les autres grands Primates. La femelle ne prend soin du petit qu'un certain temps après qu'elle ait mis bas.

Comme chez tous les Primates, à l'exception de certains Lémuridés, les mamelles, au nombre de deux, sont pectorales. Fait général chez les Primates supérieurs, l'allaitement a une durée prolongée : 1 an 1/2 à 2 ans. (Elle atteint 3 ans chez l'Orang).

S'il y a des croisements entre les sous-espècesde Gibbon[2)], nous avons pu observer que des espèces telles qu'Hylobates concolor et Hylobates lar n'hybrident pas, bien que l'accouplement soit certainement possible et qu'il n'y ait pas plus de différence entre elles qu'entre par exemple Canis canis et Canis lupus, et beaucoup moins qu'entre Equus Caballus et Equus Asinus, ou entre Macaca et Papio.

La comparaison du poids relatif des testicules faite par Schultz (1938) se traduit par le tableau suivant :

Langurs	0,05
Singes inf.	0,1 - 0,4
(Macaques)	0,46 - 0,92
5 espèces	
Orang	0,05
Chimpanzé	0,27
Gibbon	0,08
Homme	0,08

2. Cf. Montagu, M.F.A. "A Hybrid Gibbon" 1950

- Les fontanelles, phénomène important et souvent négligé, a retenu notre attention et nous avons procédé à une étude comparée de celles-ci.

Elles ne sont pas spéciales aux Primates : les plus petits mammifères sont, sous ce rapport de même que sous celui du volume relatif de l'encéphale, assez bien partagés et l'on sait que Weidenseich s'est servi de la "globulisation" de leur tête pour édifier sa théorie phylogénique. Mais le plus souvent, chez les Equidés par exemple, elles se ferment au cours de la vie foetale. Chez les Canidés elles existent dans les petites races beaucoup plus que dans les grandes.

L' étude de crânes de foetus d'Anthropoïdes à terme, que nous avons faite, montre entre eux et avec l'Homme d'incontestables ressemblances mais aussi une différence quant au nombre et à l'étendue des fontanelles.

On sait que le nouveau-né humain présente de nombreuses et importantes fontanelles: antérieure ou bregmatique, postérieures (obélique, lambdatique), latérale antérieure (ptérion), latérale postérieure (astérion), et les nombreuses fontanelles dites de Gasser(inconstantes), dont la plus connue et la plus fréquente est la fontanelle de Gerdy.

Chez le foetus de Chimpanzé à terme, la fontanelle antérieure située très en avant est égale dans sa plus grande longueur, à environ 1/6 du diamètre artro-postérieur du crâne. La postérieure a presque la même dimension. Elles sont toutes deux nettement plus réduites que celles du nouveau-né humain et les fontanelles latérales antérieures et latérales postérieures sont imperceptibles.

Chez le foetus du Gibbon à terme, la tête, très courte, montre une fontanelle antérieure placée presqu'au milieu du crâne et sensiblement aussi importante que la fontanelle bregmatique humaine. La fontanelle postérieure est beaucoup plus réduite. Les latérales antérieures et latérales postérieures sont à peine plus marquées que chez le Chimpanzé.

Crâne de foetus de Gibbon à terme montrant les fontanelles

Crâne de foetus de Chimpanzé à terme

(Photo. Museum; Laboratoire d'anatomie Comparée)

- Fonctions de préhension et de locomotion -

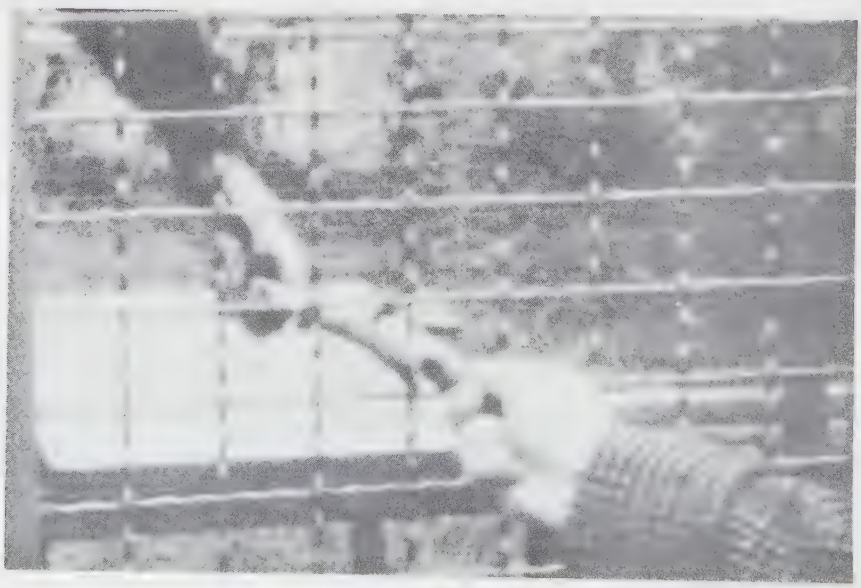


Photo P. Grabin

Nous avons déjà vu que l'extrême allongement du membre supérieur chez le Gibbon affecte beaucoup moins la main que le bras et surtout l'avant-bras En sorte que, relativement, avec 23% de la longueur totale du membre, la main d'Hylobates est plus courte que celle de l'Homme (25%) et que celle des Ponginae (de 26 à 30%). De même, un caractère absolument typique du Gibbon consiste dans la profonde échancrure existant entre le pouce et le reste de la main, disposition due au fait que le pouce s'attache bas, très près du poignet, la presque totalité du premier métacarpien faisant partie de la portion libre. Ce caractère est unique parmi tous les Primates simiens et il est tel que la portion libre du pouce est proportionnellement plus longue chez le Gibbon que chez l'Homme (Midlo, 1934.)

Cette disposition se retrouve, mutatis mutandis, dans le pied qui est aussi un organe de préhension. Mais la main est également un organe de locomotion, et même principal chez le Gibbon puisqu'il est essentiellement brachiateur.

Comment fonctionne sa préhension ? Dans le mouvement de brachiation, telle que le Gibbon la pratique, le pouce reste inactif, très en arrière des autres doigts, qui, repliés, forment avec le métacarpe allongé une sorte de large crochet adapté à la locomotion spéciale d'Hylobates sur laquelle nous reviendrons plus loin, et qui implique une grande solidité des tendons, des muscles fléchisseurs superficiels des doigts, de l'abducteur et de l'adducteur du petit doigt, muscles proportionnellement très développés chez Hylobates et correspondant à la région de la main humaine appelée éminence hypothénar. Cet agencement permet à la fois un accrochage sûr et un décrochage rapide combiné avec le balancement locomoteur.

Position des mains dans la brachiation du Gibbon

(Pl. de M. Gaustaud)

Il semblerait qu'il dût s'opposer à l'utilisation de la "pince fine" des doigts (distincte de la pince grossière" à simple repli des doigts sur la paume, dont divers animaux sont capables). A la vérité, le Gibbon est apte à ce dernier mouvement, comme à cette autre façon de saisir qu'il exécute aussi bien avec la main qu'avec le pied et qui consiste à rapprocher le pouce de la paume et du doigt suivant dans le plan horizontal : c'est ainsi notamment qu'il procède pour "pincer" une branche afin de la gravir ou de s'y fixer.

Mais les expériences auxquelles nous avons procédé nous ont confirmé qu'il avait également la possibilité d'utiliser la "pince fine", c'est-à-dire- non de ramener le pouce contre le côté du second doigt et de la paume, mais par adduction centrale, d'opposer le bout du pouce au bout des autres doigts, notamment du deuxième et du troisième.

Nous avons fait ainsi l'observation curieuse suivante :

un morceau de sucre, gros comme l'ongle du petit doigt, étant placé à quelque distance de l'animal, mais à sa portée, nous avons vu à différentes reprises le Gibbon (Hylobates lar et Hylobates concolor) essayer d'abord de le saisir en repliant le petit doigt sur la paume, la main étant placée autour du morceau de sucre, et reposant en arrondi sur le sol, pouce en haut, c'est-à-dire dans la position du crochet utilisé pour la brachiation. Puis, cette technique ne réussissant pas, nous l'avons vu retourner alors sa main, paume en-dessous et saisir délicatement le morceau de sucre entre le pouce, l'index et le majeur.

Tout se passe donc comme si, placé dans des conditions un peu particulières de difficulté, le Gibbon avait d'abord utilisé, pour saisir, la façon à laquelle sa pratique de brachiateur l'incitait en premier lieu, puis, devant l'insuccés de celle-ci, avait eu recours à un procédé moins habituel mais figurant néanmoins au nombre des potentialités de son patrimoine fonctionnel.

Il convient de souligner aussi, contrairement à ce que nous avons observé chez d'autres Primates, notamment des Cynocéphales, que nous n'avons jamais vu de Gibbon essayer d'attraper directement avec la bouche les friandises que nous leur lancions ; ils les saisissaient toujours au vol avec une grande adresse de la main et du coup d'oeil, le pourcentage d'échecs n'excédant guère 20%, ce qui, pour de très menus objets et à cette distance, est nettement au-dessus de la moyenne de performance humaine.

Mais on doit noter aussi que la main tendue était indifféremment la droite ou la gauche, la différence en plus ou en moins pour l'une ou pour l'autre n'excédant pas 5% selon les sujets.

il semble donc qu'il n'y ait pas de latéralisation fonctionnelle chez le Gibbon [1]. Peut-être convient-il d'indiquer seulement que si d'autres animaux venaient se joindre à l'un deux tendant déjà sa main, droite ou gauche, les survenants tendaient la même main que lui.

Pour ce qui a trait à la fonction de locomotion, Carpenter (1940) n'hésite pas à dire que si l'on tient compte du facteur d'efficacité de progression dans les arbres, la brachiation a atteint chez le Gibbon son plus haut degré de perfection.

En effet chez le Gorille (devenu d'ailleurs terrestre, notamment Gorilla Gorilla Beringei) le Chimpanzé et même l'Orang, la brachiation représente une simple adaptation arboricole de la locomotion quadrupède, où la suspension des membres antérieurs précède et facilite la progression des membres postérieurs. Cette suspension n'intervient que rarement à titre moteur exclusif.

Or c'est précisément le contraire chez le Gibbon, qui pendant son déplacement maintient le plus souvent ses membres postérieurs repliés contre l'abdomen. Ceux-ci entrent en jeu lorsque l'animal s'arrête, ou pour scander la fin d'un cycle de propulsion, ou même, comme nous l'avons observé, pour permettre un changement de direction en plein vol grâce à une brusque détente.

Le principe de la brachiation du Gibbon en fait un type de locomotion en soi : ce principe n'est autre que celui du pendule, utilisé dans le mouvement de gymnastique dit " de l'échelle horizontale". Mais il faut l'adaptation morphologique et visuo-motrice de l'Hylobate pour que ce mode

---

1. Non plus que chez tous les autres animaux, avec quelques variations individuelles. Il s'agit d'une question fort importante dans les détails de laquelle nous ne pouvons entrer ici mais que nous avons étudiée avec notre groupe de travail.

de progression puisse être employé à titre principal, quasi-constant, et permette d'atteindre la vitesse d'un quadrupède terrestre au galop.

La vélocité, la grâce et la beauté vraiment "fonctionnelle" de la brachiation du Gibbon ont toujours fait l'admiration des observateurs. Elle tient à l'impression d'élégante souplesse et de légèreté que donne une parfaite coordination de mouvements, spécialement quand il s'agit de mouvements exécutés en l'air, à la faveur d'une sorte de pacte avec la pesanteur, comme on en voit décrire par exemple aux trapézistes "volants".

De fait, il s'agit d'une utilisation très poussée des lois de la pesanteur.

Le mouvement se décompose ainsi :

en se tendant au maximum et en projetant une main, le Gibbon prend un point d'appui en avant et vers le haut. Son corps fait alors balancier et son axe de gravité tend à se mettre à la verticale du point d'appui, qu'il dépasse en raison de son élan. A ce moment précis, le Gibbon projette l'autre main pour accroître ainsi cet élan et saisir en avant un autre point d'appui à la distance maximum de son bras, et ainsi de suite. [1]

Si le rythme s'accroît, dans le cas de la fuite, par exemple, le mode de brachiation qui s'ensuit présente alors avec le précédent la différence qui existe entre la marche et la course terrestre, c'est à dire qu'il y a un moment où le corps poursuit sa trajectoire en l'air et sans aucun appui.

Cela n'est possible, nous l'avons dit, que grâce à l'adaptation morpho-physiologique des Hylobates et notamment à leur envergure démesurée.

---

1. Cf. la description un peu différente donnée par Carpenter, op. cit.

Le Gibbon est également capable de bonds prodigieux de plus de quinze mètres, soit plus de quinze fois sa hauteur, qui le portent d'un arbre à un autre, et où il utilise au départ la flexibilité des branches. En cours de saut, il fait un véritable vol plané et sa position penchée en avant bras allongés dans le plan transversal du corps, ressemble alors à celle du Galéopithèque, le Primate "volant", comme d'ailleurs à celle des parachutistes en chute libre.

Le Gibbon n'utilise la vraie quadrupédie que rarement, sauf pendant le premier âge infantile et lorsqu'il s'agit de la femelle dans les derniers temps de la gestation.

Le plus souvent, même lorsqu'il pose en avant ses mains à plat, en extension (les Ponginae ne peuvent le faire) ce n'est pas avec le mouvement cadencé caractéristique des quadrupèdes, c'est pour y prendre un appui épisodique.

Mais c'est à la quadrupédie qu'il faut rattacher deux autres modes de progression qui lui sont propres : l'un assez exceptionnel, consiste à saisir de part et d'autre chacune de ses chevilles et à avancer ainsi à grandes enjambées, chaque jambe soulevée par chaque bras et décrivant une sorte de "roue" latéralement.

L'autre mouvement consiste à allonger de part et d'autre, un peu en avant du corps, ses

deux bras et à projeter entre eux ses jambes accolées, comme si l'animal faisait usage de béquilles.

Position du Gibbon dans l'utilisation des bras comme "béquilles"
(Photo. M. Goustard)

Enfin, nous avons observé un Gibbon progressant selon un mode littéralement "inventé" car il l'utilisait dans des conditions dont le milieu naturel ne doit jamais offrir l'analogue : il avançait, plaqué par bras et jambes aux croisillons de la cage (très grande et très haute) grâce à un mouvement en "rouleau", présentant alternativement sa face dorsale et sa face ventrale.

Mais le Gibbon est également capable de vraie bipédie, et chez un tel brachiateur ce mode de locomotion nous a paru mériter une étude un plus détaillée. Nous le retrouverons dans la seconde partie de cet ouvrage.

CHAPITRE CINQUIEME

- DONNEES ETHOLOGIQUES ET PSYCHOLOGIQUES -

La position de repos du Gibbon est double : ou bien il reste suspendu par un bras ou par les deux, l'ensemble du corps relaxé, ou bien il s'étend sur le dos en plaçant souvent un bras replié derrière sa tête en une attitudeétrangement humaine. Il se couche aussi sur un côté, mais jamais sur le ventre, sauf tout à fait exceptionnellement au cours de jeux ou de "grooming". La position accroupie ou assise est fréquente.

Essentiellement frugivore et ne possédant pas de bajoues, le Gibbon ne mange cependant pas souvent sur place le résultat de sa cueillette. Il se sert pour s'emparer des fruits, de toute son adresse, et emploie souvent pour les emporter une main et un pied. Parvenu à un endroit convenable, il utilise pour décortiquer, peler les fruits et en séparer noyaux ou pépins, à la fois ses deux mains et ses dents. Il y apporte un soin méticuleux. Mais il ne se lèche pas les doigts comme font les trois grands Anthropoïdes.

Pour boire, les Gibbons plongent leur main dans l'eau et ramenant tous les doigts en cône à leur bouche, aspirent les gouttes. Ou bien ils mettent leur bouche au contact de l'eau en pre-

nant appui sur leurs mains.

Ils sont absolument inaptes à la natation et les seuls mammifères avec l'Homme, à ne pas savoir nager spontanément. Cela tient sans nul doute au fait que ni l'un ni l'autre ne sont des quadrupèdes.

En effet les mouvements de natation des mammifères sont ceux, à peine transposés, de la marche quadrupédale et la position des orifices respiratoires pendant la nage, dans le prolongement de la colonne vertébrale et donc spontanément au-dessus de la surface de l'eau, ne gêne en rien l'animal quadrupède.

Pour un animal bipède, il en va autrement : outre que les mouvements de la marche ne sont plus propulsifs dans l'eau, la position verticale ne correspond plus à la flottaison, la projection en avant entraîne l'immersion de la face, la panique respiratoire et la noyade.

Là encore, comme pour l'alimentation elle-même, on retrouve toute l'importance du pattern de locomotion, qui retentit sur toute l'éthologie de la forme vivante.

Tous les Primates femelles portent leur petit en bas âge, soit agrippé entre leur quatre pattes, soit sur leur dos. Toutefois, cette dernière position est exceptionnelle chez les trois grands Anthropoïdes, et elle n'est jamais observée chez le Gibbon. La femelle qui porte un petit le tient d'un bras plaqué contre son ventre, tandis qu'elle se déplace sur trois pattes, les genoux en flexion de manière à fournir un support au jeune. Les observateurs s'étonnent souvent de constater que le bout d'une des mamelles est plus étiré que l'autre. Ce fait s'explique précisément par la façon dont la

femelle porte son petit : elle le soutient d'un bras passé autour de lui et donc légèrement en oblique par rapport à l'axe de son propre corps pour ne pas gêner sa marche. Ce bras, (le droit ou le gauche selon les individus sans qu'on ait remarqué de prédominance statistique), devenant habituel, il s'en suit que le petit à la bouche toujours placée devant la même mammelle, c'est donc celle-ci qu'il téte et qui a tendance à s'étirer plus que l'autre.

Dans les déplacements de groupe, les femelles en état de gravidité avancée ou portant des petits n'occupent ni la première ni la dernière place, alors qu'il n'en est pas ainsi dans d'autres conditions.

Si le Gibbon est d'un naturel doux quand il est jeune, ce qui en fait un animal familier des Malais et de certains habitants de la Péninsule Indochinoise, il devient plus irritable avec l'âge et il faut alors craindre la soudaineté de son attaque et la morsure de ses canines redoutables. Les combats (entre adultes de même sexe) sont rares, l'agressivité inter-groupale liée aux stéréotypes du territoire se manifestant surtout, comme chez le singe hurleur (Alouatta), par des expressions vocales, que Carpenter (1940) a rangées en neuf catégories selon la stimulation et la signification. Les unes correspondent aux situations connues (défense et localisation du territoire; alerte, invite au jeu, direction du groupe en marche) mais certaines autres ont un caractère spécifiquement original sur lequel il nous a paru utile d'insister plus loin. (2ème partie).

Contrairement à ce qu'on trouve chez les autres Primates, notamment les Macaques, les Babouins, les Singes Hurleurs, et aussi les Chimpanzés et les Gorilles, la dominance est faible ou nulle dans le groupe d'Hylobates. Les observations faites à ce sujet par Carpenter sur Hylobates lar semblent pouvoir être généralisées et sont recoupées par d'autres études portant notamment sur Hylobates agilis, H. Javanicus (Sody, 1940), H. hoolock (Candler, 1903). On voit par exemple un jeune dérober de la nourriture à un adulte mâle sans aucune sanction. Des femelles lar en semi-liberté avec des concolor mâles que nous avons observés se comportaient sur un pied d'égalité complète. Toutefois, il nous est arrivé de voir une femelle concolor sur le point de saisir une friandise, laisser la place au mâle survenant.

A l'intérieur du groupe la dominance et l'agressivité sont donc faibles, les jeux, les activités de "grooming" ou toilette réciproque, "l'enbrassement" amical sont fréquents. C'est que le groupe fondamental est restreint, chaque individu y a un statut fixe qui ne change que très lentement avec l'âge, c'est aussi qu'il n'y a chez le Gibbon ni période de reproduction (comme chez beaucoup de Primates) ni de véritable oestrus, particularité qu'il ne partage qu'avec Homo.

La famille est monogame, elle se compose de deux à six individus, le mâle et la femelle adultes, et un à quatre jeunes, infantiles ou juvéniles. Sur les 21 groupes observés en liberté par Carpenter, aucun ne comportait plus d'une femelle en âge de maturité, si bien que l'ancienneté de la famille se mesure à l'absence ou au nombre de petits.

On attribue courammment cette monogamie et cette probable stabilité de la famille Gibbon à l'inexistence de phase reproductive marquée, à la persistance des rapports sexuels, même pendant la gestation, ce qui supprime l'une des causes les plus constantes de compétition pertubatrice agissant chez les autres Primates. En fait, il n'est pas prouvé que ceci soit la cause de cela au sens courant du terme, mais il s'agit en tout cas de co-implications bio-éthologiques spécifiques.

Comme chez les trois autres grands Anthropoïdes, il arrive qu'on rencontre des individus isolés, mais chez le Chimpanzé, le Gorille et l'Orang, ces individus sont toujours de vieux mâles.

Chez le Gibbon, il n'en va pas de même ; les individus isolés sont le plus souvent des jeunes, mâles ou parfois femelles, parvenus à la nubilité et qui recherchent hors du groupe familial une compagne ou un compagnon. Il s'agirait là d'un exemple curieux "d'exogamie".

On sait qu'à la différence des autres grands Primates, les Gibbons ne construisent pas de nid. Ils choisissent pour la nuit un arbre au feuillage épais, faisant partie du territoire du groupe.

Le pattem du territoire est très fort chez Hylobates ; il existe un véritable "marquage" sonore et une défense "à coups de voix" qui constitue une manifestation adversive de régulation dans la vie du groupe, capable de maintenir l'équilibre sans combats effectifs. Il arrive que ceux-ci aient lieu néanmoins et c'est alors le groupe qui a la plus forte motivation, c'est à dire celui qui est le plus près du centre de son territoire qui l'emporte (Carpenter op. cit.).

Contrairement à la mimique d'aménité, où le Gibbon avance et étire ses lèvres avec un petit grognement, la menace se manifeste gestuellement par des claquements de lèvres et de dents par des secousses brutales imprimées à des branches, etc ... Il est fréquent aussi que comme le Chimpanzé, les Gibbons agitent rythmiquement leurs mains repliées à angle droit sur le poignet, doigts allongés, ce qui est aussi un geste humain employé généralement pour exprimer la crainte étonnée que donne un grand nombre ou une grande masse.

Cette mimique, jointe naturellement aux cris, est parfaitement comprise des autres sujets, et il semble même que ce soit un langage inter-spécifique. Nous l'avons constaté en tout cas pour Hylobates lar pilectus et pour Hylobates gabriellae : une jeune femelle avait été amenée hors de la cage pour diverses expériences et ne manifestait aucun signe de frayeur ou de colère. Puis brusquement ses congénères des deux espèces restés dans la cage s'attroupèrent de son côté et se mirent à donner toutes les marques de l'alarme et de l'excitation en poussant, les concolor, leurs cris suraigus, et les lar une sorte de vrombissement de sirène allant crescendo par volutes sonores.

A ce moment, la jeune femelle se précipita sur l'un de nous et le mordit cruellement à la jambe.

Pour se servir de leurs canines supérieures qui, contrairement aux défenses de l'éléphant par exemple, sont recourbées vers l'arrière, les Gibbons renversent légèrement leur tête puis plantent leurs crocs et tirent. Les blessures qu'ils font ainsi peuvent être sérieuses.

La proportion des femelles pour 100 mâles (socionomic sex ratio des auteurs anglo-saxons) est de 100 pour 100 chez Hylobates (lar, agilis etc...) de 160 chez Ateles geoffroyi, de 230

chez Alouatta palliata, de 500 chez Macaca mulatta, de 300 chez Macaca fuscata (Itani J. Imanishi, K.).

Les réactions comportementales aux stimuli classiques du territoire, de la garde du groupe, de défense des jeunes etc ... sont fortement stéréotypées chez les Gibbons qui réagissent aux excitations sonores et visuelles plus qu'aux excitations olfactives, quoiqu'ils sentent souvent leur nourriture et qu'on ait vu parfois qui semblaient suivre une trace à l'odeur. Ils sembleraient ent donc néanmoins bien partagés quant à l'olfaction, sens qui n'est guère développé chez les Primates lesquels, comme du reste les Cétacés, sont démunis de l'organe de Jacobsen. (Carpenter 1940, Riess, 1956 - Meyer - Holzafel, 1950 - Delacour, 1961).

Les études de psycho-physiologie (Schick, W. 1933 - Douglas, J.W.B., 1939 - Hines, M. 1943 - White, L.A. 1942 - Meyer - Holzapfel, M. 1953 - Berkson, G. 1962) ne révèlent pas chez le Gibbon de très notables capacités.

Il semble même que ses performances relatives à l'apprentissage (Meyer-Holzapfel, 1953), à la "réponse différée" etc ... (White, 1942 .. Berkson, 1962) soient assez inférieures non seulement à celles des trois autres anthropomorphes, mais même à celles de Primates, tels que le Mangabey et le Cebus.

En outre, malgrè sa remarquable coordination visuo-motrice, ses "manipulations" sont assez faibles (White, 1942).

D'après nos observations, sa réaction au miroir ressemble à celle du Chimpanzé : d'abord intrigué, il passe la main derrière et s'en désintéresse. De même nous avons pu constater qu'il est incapable sauf dressage, de procéder à l'opération simple qu'exécutent non seulement les Anthropoïdes mais de nombreux singes, et qui consiste à se servir de bâtonnets de différentes longueurs pour faire venir à soi une friandise placée hors de portée de la main. Par contre, il peut parfaitement saisir et tirer très fort un bâton qu'on lui présente par jeu.

Tels sont, brièvement passés en revue, les principaux caractères d'Hylobates, carac-

tères somme toute assez contradictoires, les uns originaux, les autres possédés en commun avec telles ou telles formes placées du haut en bas de l'échelle des Primates.

En nous attardant maintenant sur deux traits parmi les plus typiques, nous allons voir s'il n'est pas possible de se faire une idée du Gibbon peut-être moins taxinomique que bio-éthologique et d'essayer ainsi de préciser quelque peu sa "situation" zoologique.

DEUXIEME PARTIE

- ESQUISSE D'ETUDE BIOETHOLOGIQUE DE QUELQUES TRAITS ORIGINAUX -

Introduction - Principe de Méthode et Discussion -

Ainsi, en raison de ses contradictions-mêmes, il semble difficile de trouver chez les singes anthropomorphes, comme d'ailleurs chez les Primates non-humains dans leur ensemble, de forme présentant plus de traits originaux et intéressants que le Gibbon.

Pourtant cette originalité et cet intérêt risquent de passer inaperçus si l'on s'en tient au souci primordial d'une nécessaire classification, n'impliquant pas que l'accent soit mis sur certains aspects taxinomiquement marginaux, mais peut être chargés de signification zoologique.

Lorsqu'on dit que le Gibbon est le plus petit, le plus archaïque, le moins "intelligent", le plus étroitement adapté à la brachiation et à la vie arboricole de tous les Pongidae, au rang desquels il se classe néanmoins par toute une série de caractères, on en fait une image taxinomiquement exacte, mais peut-être incomplète zoologiquement.

La méthode nouvelle suivie ici, qui s'inspire du concept de relation conduit tout d'a-

bord à considérer cette forme vivante à la faveur d'une comparaison réglée, globale (on préférera dire syndynamique) des ses ressemblances et de ses différences avec les formes voisines du même ordre afin d'en mieux saisir la "situation bioéthologique", la trajectoire ontogénique aussi bien que phylogénique. Dans la même perspective, on s'efforce également d'appréhender les données, qu'elles soient biologiques ou éthologiques, dans leur connexion naturelle (ou relation), tout en s'interrogeant avec constance sur les raisons qu'il y a de postuler cette connexion entre des éléments distincts donc opposés, mais cependant composés dans la réalité vivante puisque celle-ci en est constituée.

Quelles observations dégager des constatations précédentes ?

1. Proche des anthropoïdes par certains de ses traits, des singes inférieurs par d'autres, de l'Homme par d'autres encore, le Gibbon est par là même et à quelques égards supplémentaires, curieusement original. Archaïque à plus d'un titre, on l'a vu, il représente pourtant un cas d'adaptation arboricole presque stupéfiante tant sa morphologie, la justesse et la rapidité de son coup d'oeil en font un incomparable brachiateur, un véritable champion de voltige, plein de grâce et de précision, auprès duquel chimpanzés et orang-outans, sans parler du massif gorille, font figure de lourdauds.

Pragmatiquement, on peut dire que l'adaptation du Gibbon est excellente puisqu'il constitue le groupe anthropomorphe de beaucoup le plus nombreux, les observateurs l'évaluant unanimement à plusieurs centaines de milliers d'individus.

Sa formule adaptative a donc "réussi".

2. Mais sa variabilité et son adaptabilité qui paraissent en contradiction avec une adaptation arboricole si poussée, ne sont cependant pas le moindre des caractères du Gibbon.

Cette adaptabilité porte non seulement sur son habitat (on le trouve aussi bien au niveau de la mer qu'à des altitudes de plus de 2000 m.), sur les très nombreuses variétés de fruits dont

il se nourrit, mais aussi sur un certain éclectisme alimentaire (partagé d'ailleurs dans une certaine mesure avec d'autres primates non-humains) qui lui fait consommer aussi des insectes (notamment des sauterelles qu'il attrape fort adroitement à terre), des oeufs, voire des oisillons, et même des oiseaux adultes qu'il est dit-on, capable de capturer en plein vol ... (Carpenter S.L., Warsburn and others).

- Cette variabilité, où l'on peut voir une marque de grande "souplesse" génétique (Darwin n'a-t-il pas souligné que l'évolution des espèces partait des variations individuelles ?) se manifeste encore dans les changements du pelage non seulement selon le sexe (Hylobates indochinois) mais encore selon un âge qui peut varier avec les individus.

- Grande aussi est la variabilité individuelle remarquée par les auteurs (Schultz, Caspari etc ...) et portant sur la denture, la proportion des membres, du tronc et de la tête comme sur le comportement.

- Enfin, la grande variabilité individuelle des Gibbons s'applique également au mode de locomotion : n'est-il pas à priori, tout à fait surprenant que le Gibbon, adapté à la brachiation plus qu'aucun autre Primate, utilise aussi non seulement la quadrupédie (le plus souvent selon un mode spécial il est vrai), mais aussi, et surtout, la bipédie, une bipédie beaucoup plus proche de celle de l'Homme que celle pratiquée, occasionnellement d'ailleurs, par les Anthropoïdes et par beaucoup d'autres animaux, au point qu'il ne s'agit plus alors de bipédie, mais bien plutôt d'une simple attitude dressée ? Nous aurons à revenir longuement par la suite sur ce caractère, qui n'a jamais été souligné en proportion de l'importance qu'il paraît avoir et sur lequel ont porté nos principales observations.

Il convient simplement de mentionner ici que ces trois modes de locomotion (brachiation, quadrupédie, bipédie,) sont utilisés par tous les Gibbons, mais dans une mesure et avec un style qui varient non seulement selon l'espèce ou la sous-espèce; mais aussi d'individu à individu. (Carpenter, Bernstein et Schusterman).

Tableau de répartition de caractères :
- propres au Gibbon - communs au Gibbon, aux Singes et Prosimii
- communs au Gibbon et aux Ponginae - communs au Gibbon et à l'Homme

GIBBON

- Grande gracilité des os
- Place du foranem magnum
- Forme de la mandibule
- Ordre d'importance relative des molaires
- Dimension des membres supérieurs
- Rectitude des os longs
- Aplatissement transversal du radius
- Pied
- Grande échancrure du pouce et de l'hallux
- Nombre des vertèbres coccygiennes
- Organes gen. fem. internes
- Extrême brachiation
- Mode de vie socio-familiale

SINGES ET PROSIMII

- Frontal inséré entre lame criblée ethmoïde et sphénoïde
- Grandes orbites
- Orifice nasal effilé vers le bas
- Absence de sinus frontal
- Hauteur de l'astragale relativement à sa longueur
- Fissuration de l'encéphale
- Fossa subarcuata
- Fermeture tardive de la fosse striée
- Syndactylie
- Ongles carénés

Insertion du muscle ischio-condylien

- Organe génital mâle
- Densité du pelage
- Non construction de nid
- Possibilités d'apprentissage

Liberté tardive de l'os central du carpe

- Petites callositées fessières

PONGINAE

- Aspect général de la denture
- Rythme de croissance relative des membres
- Première prémolaire inf. sectoriale
- Aspect général de la colonne

HOMME

Ceinture pelvienne

- Angle condylo-diaphysaire
- Sacrum
- Longueur du calcaneum
- Angle axe canal optique-plan sagittal
- Placenta
- Elargissement transversal du thorax
- Viscères
- Appendice

- Dimension rel. du frontal
- Forte capacité crânienne
- Faible prognathisme
- Face réduite
- Mâchoire grêle
- Symphyse mandibulaire courte
- Evasement du thorax de bas en haut
- Clavicules longues et droites
- Sternum
- Importance relative du rachis lombaire
- Orientation des apophyses épineuses lomb.
- Ordre d'éruption des dents de lait
- Atrophie fréquente de la 3° molaire
- Implantation verticale des incisives inf. (légèrement recouvertes par les sup.)
- Dimension relative de la rotule
- Possibilité d'extension complète du genou
- Biceps fémoral
- Hauteur du talon
- Index aussi long ou plus long que le 4° doigt
- Poids testiculaire rel.
- Organes génitaux femelles externes
- Absence d'oestrus marqué
- Très faible dimorphisme sexuel secondaire
- Chant
- Inaptitude à la natation spontanée

Le tableau ci-contre résume par ressemblances et différences la "situation" du Gibbon par rapport aux autres Primates, en fonction des principaux caractères étudiés.

Mais la comparaison, même réglée et systématique, ne constitue bien entendu, qu'un aspect , et non l'essentiel , de la méthode suivie ici.

Celle-ci s'inspire, nous l'avons dit, de l'idée de relation (utilisée à des fins scientifiques et non philosophiques) c'est-à-dire, si l'on veut, de celle de résultante mais l'emploi de ce terme, limité normalement à la physique élémentaire des forces, serait suspect de "réductionnisme" s'agissant de la très riche complexité d'une réalité vivante.

Aussi, dans une étude zoologique, convient-il d'en retenir surtout la notion élargie de syndynamisme de caractères, la relation étant vue alors comme le mode-même de tout dynamique et le syndynamisme s'entendant non seulement des traits qui concourent visiblement à une même fonction et qu'on appelle coaptatifs, mais aussi de tous ceux dont, de prime abord, on ne serait tenté de voir que la disparité et qui ont pourtant au moins l'homogénéité suffisante pour coexister, en relation, dans un même être vivant qu'ils composent et contribuent à spécifier. C'est le cas, de tous les traits fonctionnels, mais c'est aussi le cas de bien d'autres traits, auxquels on chercherait vainement de signification vitale utilitaire et qui méritent néanmoins d'être retenus, pourvu qu'ils soient caractéristiques de telle ou telle forme vivante et présentent ainsi entre eux le lien de la spécificité.

A ce titre, les traits éthologiques peuvent peser du même poids que les traits biologiques et revêtir la même valeur significative.

Bien plus, la perspective "syndynamique", inspirée du concept de relation, adoptée ici comme attitude d'observation et non comme à priori théorique, nous a fait proposer le terme de bioéthologique pour désigner les traits d'une forme vivante, traits qui ne sont pas biologiques sans être, par quelque côté éthologiques et inversement, qui ne se posent qu'en s'opposant mais aussi en se composant dans cette syndynamie que constitue la forme vivante considérée. Comme on le voit, il

ne s'agit pas seulement ici d'interaction mais de coaction, et l'attitude d'observation qui s'en inspire restitue aux données "éthologiques" et "biologiques" une parité et une liaison réelle que seules les nécessités de l'étude analytique initiale avaient pu estomper. Le propos est en somme de se munir d'une conceptualisation méthodologique permettant valablement d'appréhender ensemble ce qui est ensemble dans le réel, et si l'on veut parler de causalité, il n'est plus question ici de causalité unilinéaire de séquence, mais de causalité relationnelle de coexistence ou mieux de coefficience.

Comme le souligne M.P. Grassé [1], Lamarck avait compris avec beaucoup de pénétration que le "psychologique retentit sur le corporel et inversement. Aujourd'hui, les néo-darwinistes, dans le cadre de leur doctrine, commencent à accorder une petite part à des facteurs psychologiques découverts par Lamarck il y a quelque 150 ans."

Il est capital que le psychologique ne soit plus considéré comme une superfluité épiphénoménale du biologique et des études récentes montrent le fructueux soutien que peuvent s'apporter mutuellement des sciences naguère aussi séparées que la paléontologie et l'éthologie (J. Piveteau) [2], in Washburn and others, 1962, Alimen et Goustard, 1962).

Mais il est peut-être souhaitable d'aller plus loin encore que la notion, somme toute assez statique, d'interaction, et de considérer que les schémas psycho-physiologiques de stimuli-réponses se projettent dynamiquement dans le constant devenir d'un être vivant, qui est relation de relations, c'est-à-dire, résultante de composantes diverses, aussi bien endogènes qu'exogènes.

On rejoint ici le rôle essentiel joué par le "milieu", rôle que personne ne nie mais qui selon la façon dont on l'envisage peut aboutir à des oppositions aussi fondamentales que celles divisant, comme l'on sait, darwinisme et lamarckisme. Pour la première théorie, même complétée

---

1. Revue d'Histoire des Sciences T, XIII, N° 1, 1960.

2. "Behavior and ways of life of fossil Primates" 1962.

des données génétiques modernes, le milieu joue par la sélection naturelle un rôle négatif dans le sacrifice des moins aptes,

pour la seconde, le milieu joue au contraire un rôle positif en façonnant (selon un processus à vrai dire assez mystérieux) l'être vivant et en concourant ainsi à son adaptation.

D'un côté, sur des variations aléatoires héréditaires, le règne du hasard et du heurt presque purement mécanique des vivants entre eux et contre le non-vivant, avec au niveau de l'espèce, l'élimination des moins aptes congénitaux,

de l'autre une certaine perméabilité, sous-tendant un modelage adaptatif durable des êtres vivants au contact du milieu, ce qui implique (question particulièrement controversée) la possibilité d'une transmission héréditaire de l'acquis et la non-étanchéité du germen par rapport au soma.

Dans le premier cas, un souci identifié à la rigueur scientifique, d'expliquer le plus grand nombre de phénomènes possible à l'aide des causes les plus élémentaires possible,

dans le second, un scrupule à charger le hasard du soin d'édifier tant d'organes complexes et tant d'ajustements entre ces organes, sans autre régulation que le couperet de la sélection naturelle, alors que celle-ci intervient nécessairement à posteriori ...

Au vrai, l'hypothèse de la totale hétérogénéité du milieu par rapport au vivant n'est-elle pas au moins aussi gratuite que l'hypothèse inverse ? Et s'il est exact qu'aucune expérience de laboratoire ne permet à l'heure actuelle d'admettre la transmissibilité des modifications somatiques,

est-il moins vrai que la sélection naturelle n'est pas non plus un fait expérimental de laboratoire ?

Quoi qu'il en soit, on ne saurait entrer ici dans le détail de ces discussions doctrinales puisque le propos est exclusivement méthodologique et la question qui est posée n'est pas celle d'hypothèses explicatives mais celle d'une attitude d'observation.

Or il est connu qu'un changement d' "angle de visée" peut être parfois fructueux et si l'on insiste ici sur la méthode suivie, méthode dite relationnelle, c'est qu'il a semblé qu'étant essentiellement "syndynamique" elle permettait par là même de se régler sur la forme vivante observée et de l'appréhender plus adéquatement.

De fait, la relation étant pour nous le mode même de tout dynamique, ce principe permet dès l'abord de transcender, selon une logique, les antimonies créees par l'analyse, entre biologique et psychologique, entre génétique et mésologique : les phénomènes de ces divers ordres possèdent en effet une propriété commune, celle d'être tous dynamiques et donc d'obéir comme tels à la loi de relation qui est, transposée et élargie, celle du parallélogramme des forces, admettant à la fois, et sans illogisme arbitraire, différences et ressemblances, oppositions et compositions dans une commune projection originale qui ne se ramène à aucun résultat arithmétique simple (somme, reste, produit, quotient). On constate que dans cette perpective, si l'on dit "bio-éthologique", "méso-génétique", ce n'est point par juxtaposition gratuite mais en vertu d'une logique tirée du mode dynamique lui-même, ces termes correspondant à des relations réelles combinant des contraires, mais des contraires composables.

Il s'ensuit qu'on peut voir ainsi se réduire bon nombre de difficultés issues davantage des a priori de l'observation que de la réalité de l'observé.

Sans que cela implique le moins du monde confusion, (puisque la relation est faite autant d'oppositons que de compositions), on peut retrouver par là, et sans forcer les faits, une véritable "parenté" du biologique et de l'éthologique, du vivant et du "milieu", comme aussi de l'observant et de l'observé, parenté qui apparaît comme la garantie méthodologique de validité d'une

étude de la nature et peut éventuellement servir à fonder une réponse aux objections classiques tirées de ce que les philosophes appellent la "théorie de la connaissance" et la "critique de la perception".

Au demeurant, l'attitude méthodologique décrite ici comme relationnelle étant inspirée du mode dynamique général, doit pouvoir comme telle s'appliquer adéquatement à l'étude de tout processus dynamique particulier, notamment à celui de l'évolution.

Il s'agit bien là, en effet, d'un mouvement de modification continue présentant la caractéristique propre à tout progrès, de dépasser en conservant, d'une force, insaisissable sans doute dans sa nature profonde, mais dont le mode peut être reconnu comme étant celui de toute force : la conjugaison des contraires, l'opposition-composition (ou relation) analogue au schéma du parallèlogramme, où la nouveauté de la résultante est issue de la contrariété des composantes, où le clivage des opposés va du même pas que la jonction coopérante de ceux-ci en productions neuves, en résultantes devenant à leur tour composantes dans de nouveaux ensembles organisés. La loi dynamique de l'efficience est ainsi faite en effet qu'il ne se peut rien produire de nouveau qu'en union de contraires, comme l'atteste encore une fois l'exemple schématique du parallèlogramme des forces de la physique élémentaire : la "nouveauté" en direction de la résultante vient de la divergence des composantes, donc de leur opposition si petite soit-elle. Si les composantes ne divergent pas, elles ne font plus que s'ajouter ou se soustraire, il n'y a plus composition mais confusion, il n'y a plus résultante mais simple résultat arithmétique, la résultante n'étant ni une simple addition, ni un reste, ni un produit, ni un quotient, mais une coproduction originale, dont la "direction" et l'intensité ne sont celles d'aucune de ses composantes.

Ce mode du dynamique, non plus schématique, mais riche de qualitatif comme de quantitatif dans la réalité, se retrouve tout naturellement dans les divers aspects de l'histoire du vivant, en phylogenèse comme en ontogenèse.

Le phénomène vital peut être vu comme un exemple particulièrement typique d'opposition-composition par rapport à son contraire, la matière inerte.

Il est conforme à l'opposition que le vivant vis à vis de l'environnement matériel soit à certains égards destructeur et que vice versa, les propriétés de celui-ci constituent des dangers menaçants pour celui-là, telles la pesanteur, les variations de température, tels les aléas de la nourriture, redoutables pour les adultes, mais bien plus encore pour les jeunes.

Or les grandes conquêtes de l'évolution ont consisté justement à "contrer" fonctionnellement tous ces dangers majeurs inhérents au milieu matériel, conquêtes que l'on appelle locomotion, homoeothermie, viviparité, lactation ... et qui constituent autant d'atouts à l'appui d'une autonomie vitale de plus en plus grande (opposition).

Mais cette opposition du progrès évolutif de la vie aux obstacles de la matière inerte n'est pas une exclusion : de même qu'il subsiste des espèces moins évoluées aux côtés des plus évoluées et que le Coelacanthe soit contemporain de l'Homme tout en étant de beaucoup son aîné, l'opposition du vivant à la matière n'empêche pas que celle-ci soit nécessaire à celui-là, et qu'elle lui soit nécessaire telle quelle , avec tous ses attributs qui ne sont pas supprimés mais avec lesquels le vivant compose en s'opposant à eux : la pesanteur, les variations de température sont aussi utiles aux êtres vivants qu'elles risquent de leur être néfastes.

Cependant, ce mouvement générateur des espèces vivantes, ces "spéciations" correspondant à des différenciations (c'est-à-dire à des oppositions qui sont aussi des compositions), ne s'opèrent à l'égard de l'environnement matériel qu'en se produisant dans le vivant lui-même par d'innombrales spécialisations de tissus, de membres, d'organes et de fonctions, lesquels se distinguent les uns des autres tout en continuant de se supposer et clivent "relationnellement" le protoplasme originel qui, si indifférencié qu'il soit, constitue déjà lui-même une opposition à la matière brute : qu'il s'agisse de la bi-partition cellulaire élémentaire, de la formation de poils et d'ongles à partir de la peau, de mâchoires à partir d'arcs branchiaux, d'ailes à partir de pattes, d'un néencéphale à partir d'un paléencéphale etc ... c'est toujours la production du nouveau à partir de l'ancien, qui subsiste plus ou moins, en opposition-composition, parfois sans la moindre utilité fonctionnelle mais qu'on retrouvera, précieux témoignage phylogénique, dans tel ou tel vestige anatomique

ou telle phase embryologique.

Il n'est pas jusqu'au style lui-même de l'évolution (non point développement rectiligne, mais ligne brisée, alternance d'avancées et de reculs) [1] qui ne se laisse exprimer par la relation, telle qu'elle est vue ici, et c'est encore elle qu'on peut voir au niveau moléculaire chromosomique, dans l'opposition coopérante de l'acide désoxyribonucléique et de son "contraire", l'acide ribonucléique.

L'apparition des grands phyla peut être vue alors comme l'accentuation originale de telle ou telle fonction d'opposition à l'inorganisation c'est-à-dire à la mort, utilisant des propriétés dont beaucoup sont déjà présentes mais inorientées dans la matière inerte (composition) qu'il s'agisse d'opposition directe à l'environnement matériel ou à la destruction par d'autres vivants, par exemple

- fonction de défense-attaque :

("cuirasse" osseuse, cornes, griffes, crocs, défenses, peau épaisse ou hérissée de piquants, aptitude à la fuite ou au fouissement, mimétisme, etc ...)

- fonction de reproduction :

(scissiparité, oviparité, oeuf reptilien, viviparité, gestation non-placentaire et placentaire, lactation etc ...)

- fonction de thermo-régulation :

(animaux à sang froid, à sang chaud, hibernants ...)

- fonction de respiration :

(branchies, poumons, trachées, amphibies ...)

---

1. Cf. Jean Piveteau, " L'origine de l'Homme", 1962.

- fonction de manducation et de nutrition :

(formation des mâchoires, spécialisations des dents, etc ..., herbivores, insectivores, carnivores, parasites, etc ...)

- fonction de locomotion :

(natation, reptation, marche, course, sout vol, ...)

Cette dernière tendance à contrarier la pesanteur, à s'affranchir de la fixité et du poids qui sont la règle de la matière inerte, constitue peut-être la manifestation la plus spectaculaire de l'évolution et ses différenciations coïncident avec d'importantes novations phylogéniques. Comme l'écrit M. Jean Piveteau "les changements fondamentaux de la vie, les cas indiscutables de macro-évolution ont commencé par des modifications de l'appareil locomoteur" [1].

Des Poissons crossoptérygiens de l'ère primaire aux Brataciens, puis aux Reptiles sauromorphes et théromorphes et enfin aux Mammifères, on assiste à une mobilisation, les uns par rapport aux autres, de la mâchoire et de la tête, des membres et du corps. Cette mobilisation va de pair avec une sélectivité du mouvement qui cessant de se produire en bloc, se scinde en fonctions distinctes mais coopérantes. Là encore, le mode de réalisation se révèle comme une succession de contraires co-agissant : le "redressement" auquel on assiste dans la série des vertébrés s'effectue par le passage des membres tout d'abord étalés horizontalement le long du corps et aidant à sa reptation, à des membres verticaux supportant le poids du corps. Par le développement du cou, la tête acquiert une mobilité propre.

Mais les quatre membres se clivent à leur tour "relationnellement", c'est à dire en contraires coopérants, par une opposition fonctionnelle en antérieurs et postérieurs : dans certains groupes zoologiques les membres postérieurs, tout en servant comme les antérieurs à la marche et à la course (et à titre principal, au sout), sont également des armes de défense (ruades), les membres antérieurs n'intervenant que très rarement à la même fin.

---

1. "L'évolution Humaine".

Dans d'autres groupes, les membres antérieurs, outre leur participation à la fonction de locomotion, assument la défense-attaque et la préhension.

Chez l'Homme, bimane et bipède, cette opposition culmine par une nouvelle novation morpho-fonctionnelle, les membres antérieurs cessent chez lui toute fonction de locomotion, celle-ci étant entièrement dévolue aux membres postérieurs corrélativement à un redressement complet du tronc et de la tête.

Mais le processus se poursuit encore plus loin :

alors que les animaux, et notamment les Primates, sont en règle générale ambidextres les deux mains de l'Homme s'opposent complémentairement à leur tour en main droite et main gauche fonctionnellement opposées mais coopérantes.

C'est le phénomène de latéralisation qui commence à peine à retenir toute l'attention qu'il mérite.

Ainsi toute la volute historique du vivant, où le Gibbon a sa place originale, peut être vue comme une "relationalisation" où le progrès adaptatif est fait de différenciations coagissantes toujours plus poussées . Rien peut-être ne l'atteste mieux que le mode de développement du système nerveux, dominante fondamentale de l'évolution, où la diversification, la ramification grandissantes, vont de pair avec une coordination sans cesse accrue (opposition-composition).

L'étude des Primates, déjà captivante en soi en raison de la situation de cet Ordre dans l'échelle des êtres, se double de l'intérêt légitime que suscite la phylogénie de l'Homme, Primate lui aussi.

Nous avons déjà souligné dans un autre travail [1] que l'originalisation morpho-physiologique de l'Homme (cerveau très différencié - main libérée de la locomotion - phonation articulée) se caractérise par une aptitude inégalée à la vie de relations. Ici l'adaptation semble se porter en quelque sorte à la puissance de soi en ce que l'aptitude la plus originale de l'homme est d'être adapté à l'adaptation, comme le montre cette tendance primordiale qu'il a d'adopter le milieu à lui-même beaucoup plus que de s'adapter au milieu.

Nous avons aussi essayé de montrer que c'est dans la même perspective relationnelle d'opposition-composition que peut être envisagé l'aspect primordial de l'hominisation : l'émergent psychique objecto-subjectif ou réfléchi. [2]

en effet, comme nous l'avons vu notamment chez le Gibbon, le psychisme animal, quelles qu'en soient les manifestations parfois remarquables, est un psychisme "simple" en ce qu'il est univoque, dirigé dans le même sens que la vie physiologique : par exemple pour s'en tenir aux Mammifères, à une augmentation de folliculine correspondra un comportement maternel, à l'activité des glandes sexuelles la conduite du rut, le taux d'adrénaline s'élève-til, l'animal donne tous les signes de la colère etc ... C'est le règne des "stimuli", endogènes ou exogènes.

Au niveau humain, la différenciation psychique peut être vue "relationnellement" comme une jonction de contraires coproductifs, et le psychisme humain (du moins son mode car la question de sa nature demeure entière) peut être considéré comme la résultante originale de deux composantes opposées-symposées, dont l'une serait le "contraire" (au sens ratationnel) de l'autre: le psychisme animal n'a pas disparu purement et simplement mais on peut penser qu'en fonction du même processus de relationalisation, il est entré en composition avec son opposé, produisant une

---

1. Pierre Grapin "Anthropogenèse et Relation"

2. Ouvrage non publié.

résultante psychique neuve (en vertu de cette opposition-même) et apte pour la même raison à la réflexion, au réfrénement, c'est à dire à la conscience aussi bien psychologique que morale. On retrouve par là, autrement que par métaphore, certains des caractères propres au psychisme de l'Homme, traduits généralement par diverses comparaisons inspirées du "réfléchissement" optique.

On ne saurait évidemment entrer ici dans les développements qu'appellerait une question d'une telle importance, qui excède de beaucoup le cadre de cette étude.

Il s'agissait seulement de souligner la validité générale de l'attitude méthodologique adoptée, et l'on constatera que, dans cette perspective, l'avénement du psychisme humain apparaît lui aussi au cours d'un processus qui le montre à la fois contraire et conforme à tout ce qui le précède, constatation elle-même "relationnelle".

Cette perpective est rappelons-le, celle d'une attitude d'observation calquée sur la réalité modale de tout dynamique. Elle permet comme telle d'admettre sans illogisme et sans juxtaposition arbitraire la validité du rapprochement des données à la fois opposées et composées (puisque tel est le mode dynamique lui-même), l'opposition ainsi entendue ne se confondant nullement avec la contradiction, qui est stérile affrontement. Mais cette attitude ne mérite bien le nom de méthode que si elle est rigoureusement soumise à une règle, celle du schéma d'opposition-composition, dont le critère constant nous l'avons vu, est celui de la coefficience et non de la simple addition.

Malgrè leur généralité, ces considérations préliminaires ne nous éloignent pas de notre sujet puisqu'elles sont nécessaires pour fonder en droit, dans l'étude particulière qui nous préoccupe, l'appréhension conjointe de données biologiques et de données éthologiques, données prises ensemble (non pas arbitrairement mais méthodiquement) dans la mesure où elles sont des co-implications bio-dynamiques caractérisant ensemble une forme vivante,

et pour légitimer en même temps l'emploi du terme "bioéthologique" utilisé pour désigner les observations concrètes qui vont être relatées ci-après

- Conditions de l'observation -

Utilisant, outre d'autres données antérieurement acquises, l'élevage de Primates [1], créé et entretenu par notre collaborateur et ami Michel Goustard, Maître de recherche au C.N.R.S. co-fondateur de notre "Groupe de recherches comparées sur les Primates" nous avons fait porter notre observation essentiellement sur des spécimens d'Hylobates concolor gabriellae (mâles) et Hylobates lar pileatus de Gray (femelles).

Des couples des deux espèces concolor et lar ont également été étudiés au Jardin des Plantes et au Parc Zoologique [2]. Enfin des informations de première main nous ont été fournies sur la vie en milieu naturel des Gibbons d'Indochine.

Du reste on verra que le point (très important à nos yeux) sur lequel ont porté nos principales observations, requiert surtout que les animaux soient étudiés de très près, la question de leur habitat d'origine n'ayant aucune importance pour cet aspect précis.

Mais avant d'en venir là, nous voudrions rappeler et commenter un tout récent travail, encore inédit au moment où nous écrivons, de notre collaborateur et ami Michel Goustard, travail effectué dans le cadre de notre "Groupe de recherches comparées sur les Primates", et portant sur un trait non moins original des Hylobates.

---

1. Cet élevage comprend un groupe important de Macaques (Macaca irus) auquel ont été adjoints sur notre demande, des spécimens des deux principales espèces d'Hylobates.

2. Grâce à la bienveillante coopération de M. Le Professeur Nouvel.

CHAPITRE PREMIER

- LE CHANT DU GIBBON -

D'après L. Boutan (1913) [1], le Gibbon est connu depuis longtemps comme le mammifère ayant les manifestations vocales les plus étendues "Lui seul, dit-il, parmi les Mammifères, peut prétendre chanter" ...

Les émissions vocales principales sont d'après cet auteur au nombre de quatre :

1. état de satisfaction ou de bien-être
2. état de malaise ou de crainte
3. état intermédiaire
4. état de grande excitation : il s'agit, d'après Boutan, du grand chant d'excitation avec roulade et tremblement de la mâchoire inférieure. C'est le chant signalé par R. Owen (1868) Il serait toujours précédé de sauts ou de mouvements étendus et dure plusieurs minutes.

Le Gibbon étudié par Boutan était de l'espèce Hylobates leucogenyç Ogilby, selon la nomenclature utilisée par lui. Elle correspond à Hylobates concolor leucogenyç de J. Delacour (op. cit.) R.J. Andrew (1963) ne note pas le chant des Gibbons dans son étude sur l'évolution des émissions sonores des Primates.

---

1. " Le pseudo langage : observations effectuées sur un anthropoïde, le Gibbon (Hylobates leucogenys".)

Les études de C.R. Carpenter (1940) [1] portant sur Hylobates lar en milieu naturel, ont distingué pour ce Gibbon 9 types d'émissions vocales, dont 7 sont des cris ou appels qui ne peuvent mériter le nom de chant, terme que d'ailleurs Carpenter n'emploie pas. Ces diverses manifestations phonatoires sont classées non seulement d'après leurs caractéristiques proprement acoustiques (ton, rythme, modulation" huées", grognement, pépiement, cri aigu, claquement des dents, gloussement etc ...) mais aussi d'après des critères d'âge, de sexe et des critères éthologiques selon qu'il s'agit d'appels intra ou inter-groupaux et selon la nature de la réponse qui y est donnée (appel semblable, conduite agressive ou amène, obéissance à une direction de déplacement etc ...)

C'est incontestablement le type n° 1 qui correspond au "chant du Gibbon" : Carpenter le décrit comme "une série de "huées" allant crescendo jusqu'à atteindre un paroxysme en des notes très aiguës, suivies de quelques-unes plus basses."

Il est émis par les mâles et les femelles adultes tandis que le type II qui semble en constituer une simple variante est émis par les mâles seulement.

Dans le tableau VII (p. 171 op. cit.) ces deux manifestations sont données pour essentiellement liées à la défense du territoire, alors qu'à la page 179, Carpenter reconnaît que même lorsqu'un groupe est seul et bien nourri il arrive fréquemment que cette vocalisation soit émise par les membres du groupe, de façon répétée et pendant de longs moments, apparemment pour leur seul plaisir, comme une sorte de divertissement vocal employant un "excès d'énergie". En ce cas, ajoute-t-il, "il se peut que cela corresponde au chant humain".

Seul peut-être le type 2, qui ressemble au type 1 avec lequel il peut être aisément confondu, correspondrait-il alors à la stimulation de défense-attaque, ce que corroborerait le fait qu'il n'est émis que par les mâles adultes ?

A propos de ces vocalisations, Carpenter note qu'il a été frappé par leurs différences d'espèce à espèce. Ces différences sont accentuées et persistent même quand un individu d'une cer-

---

1. "A field study in Siam of the behavior and social relations of the Gibbon (Hylobates lar)"

taine espèce est mis en cage avec des représentants d'autres espèces : Hylobates agilis a un chant très différent de celui d'Hylobates lar dont le chant diffère à son tour notablement de celui d'Hylobates hoolock etc ... Un jeune spécimen d'Hylobates agilis mis en cage avec une colonie d'Hylobates lar d'octobre 1938 à Juillet 1939 , continua d'émettre les sons caractéristiques de son espèce". Cela indique, ajoute Carpenter (nous traduisons), que les patterns vocaux sont dans une large mesure structuralement ("instinctivement") déterminés et ne sont pas aisément modifiables par l'apprentissage. Sur ce point, je suis enclin à être de l'avis de Boutan". (op. cit.)

Cet auteur avait, on le sait, essayé de transcrire le chant du Gibbon sur une portée musicale, ce qui paraît voué à l'échec car les notes ne traduisent que des sons alors que le chant est fait de sons et de bruits, (selon la différence phonétique qui existe entre ces deux réalités acoustiques).

L'intéressante et toute récente étude faite par Michel Goustard dans le cadre de notre "Groupe" de recherches comparées sur les Primates", concerne le chant d'Hylobates concolor gabriellae mâles, et apporte pour la première fois des éléments chiffrés.

Devant l'immense cage (16 m. x 4 x 4) où les animaux vivent à l'air libre dans un état de semi-liberté, a été placé un microphone Beyer (impédance : 200 ohms) relié à un magnétophone Grundig T K 35.

Les sons émis ont été ensuite analysés à l'aide d'un Sonographe(Kay Sonograph) ; cet appareil fournit l'analyse des fréquences émises, en rapport avec la durée d'émission.

Plusieurs dizaines de chants ont été enregistrés de cette manière.

D'après les définitions adoptées [1] , on appelle "segment" une unité d'émission sono-

---

1. Michel Goustard.

re, nettement distincte, comprenant un début et une finale, modulée de façon particulière au cours du chant.

Chaque segment est constitué d'un certain nombre d'"éléments". On appelle "éléments" chaque portion de segment limité par une interruption de quelques centièmes de seconde. Au contraire, le temps qui sépare chaque segment est de l'ordre de plusieurs secondes. Le nombre d'"éléments détermine la configuration sonore particulière du segment. Il y a par segment de 1 à 6 éléments et par chant, le nombre d'éléments est très variable.

Les segments sont séparés entre eux par un "silence" ou "temps inter-segment" de durée variable selon le chant et selon la phase de déroulement de celui-ci.

Ces définitions étant données, quelles sont les variables du chant qui en modifient le profil sonore ?

Si la durée totale d'émission sonore est à peu près constante pour les chants d'un même jour et ceux de jours différents la durée du chant proprement dit varie comme varient la longueur du segment, les "silences" ou temps inter-segments, les éléments de chaque segment et les fréquences. D'autres variables interviennent encore pour accroître la richesse et la complexité de ces manifestations phonatoires : ce sont certaines "ponctuations" sonores (que l'on retrouve chez d'autres sous-espèces notamment H. concolor leucogenys, mais différemment placées,)

et les "aboiements", encore appelés "hullulements", "roulades" ou "trilles" selon les auteurs. Ils se caractérisent par une sorte de tremblement de la mâchoire inférieure, l'ouverture rapide de la gueule deux, trois ou quatre fois à intervalles très rapprochés.

Tous ces constituants varient absolument et relativement selon les chants, et l'étude très poussée que nous relatons permet non seulement de mesurer l'amplitude de leurs variations mais aussi de commencer à saisir le déterminisme de chacune d'elles.

C'est ainsi qu'on peut déceler :

1) que certaines variations font partie de la trame "musicale" du chant, selon qu'il s'agit du commencement ou de la fin de celui-ci, mais aussi selon l'heure à laquelle il est émis, les variation ayant permis de distinguer trois chants : un chant matinal, un chant du milieu de la matinée, et un chant de midi. Aucun chant n'est émis après midi (heure solaire) même si l'éclairement est plus fort que celui du matin. Dans son ouvrage déjà cité, Carpenter est arrivé à des constatations très voisines avec Hylobates lar en milieu naturel, le chant de l'après-midi étant tout à fait exceptionnel, et presque uniquement dans le ton appelé empiriquement par l'auteur ton N°1 (mild calling) ton très peu caractéristique. Par contre, le chant diminue notablement entre 10 H. 30 et 11 H. du matin.

2) En second lieu, que certaines variations des constituants ou de quelques-uns d'entre eux sont liés, non plus à la trame du chant mais à diverses conditions endogènes et exogènes (âge du sujet, position du soleil, pression atmosphérique, vent, présence de congénères etc ...)

Comment varient les constituants du chant ?

a) segments :

diverses constatations ont été faites :

- il y a une tendance générale à l'augmentation de la durée du segment au cours d'un même chant ;

- la variation de durée n'est pas la même selon le chant au cours d'une même matinée par exemple elle est de l'ordre de 79 % lors du premier chant et de 61 % lors du deuxième ;

- les différences entre le temps d'émission des segments et le temps inter-segments

peuvent varier de 100 %. Cependant, en règle générale, aux chants les plus courts correspondent les temps inter-segments les plus longs, le temps d'émission étant, comme nous l'avons vu, relativement fixe et ses variations dues à d'autres facteurs dont il sera parlé plus loin

vers la fin du chant se produit une importante modification du rapport entre la durée des segments et la durée des "silences" inter-segments. Néanmoins ce sont principalement ceux-ci qui augmentent : "tout se passe comme si l'animal, voulant garder fixe son temps d'émission totale, allongeait la durée des inter-segments afin de mieux reprendre son souffle tandis que sa fatigue s'accroît". (Michel Goustard)

b) éléments :

- ces unités constituantes du segment, séparées par un intervalle d'environ 2/10e de seconde (alors que les segments sont séparés par 5 à 7 secondes) présentent une configuration précise et contribuent à caractériser le chant ;

- un seul élément est ordinairement émis au début du chant, puis le nombre en croît peu à peu, mais il ne semble pas qu'il y ait une norme d'accroissement;

- il n'y a pas de rapport entre la durée des segments et le nombre d'éléments de chaque segment, et c'est cette diversité du nombre des éléments (laquelle s'accompagne d'une modification de la modulation des fréquences) qui donne aux divers chants leurs spécificités qualitatives.

- par rapport au segment dont il fait partie, le premier élément est plus long au début des premiers segments, puis il diminue progressivement au fur et à mesure de la durée du chant jusqu'à une réduction de 50% environ.

Le second élément augmente alors que le premier diminue déjà, il passe par un paroxysme au cours duquel apparaissent les "roulades" ou "aboiements", puis vers la fin du chant, il se met à diminuer relativement plus vite que le premier.

Les troisième et quatrième éléments varient peu, le quatrième qui constitue la finale du segment étant celui dont la durée d'émission est la plus courte ;

- par rapport au chant, on peut dire que plus les éléments sont nombreux relativement plus leur accroissement est grand au cours du chant ; toutefois, les éléments terminaux marquent toujours une certaine diminution;

c) - les "aboiements" ou "roulades" sont relativement plus nombreux au début qu'à la fin du chant et la diminution du nombre de roulades s'accompagne d'une augmentation de la puissance relative. Si l'on s'en tient aux seules données de l'oreille humaine, l'apparition des roulades peut sembler soudaine.

d) - Mais l'étude poussée des fréquences effectuée avec un appareillage adéquat montre qu'il n'en est rien :

l'analyse faite au Sonographedémontre qu'au début du chant, celles-ci croissent au commencement et à la fin du segment, jusqu'à de qu'un palier soit atteint pour les fréquences du premier élément et les finales du dernier. A partir du 12e segment, l'apparition des roulades, qu'on pourrait croire soudaine est en réalité préparée par une modification de fréquence du deuxième élément : les "rouades " apparaissent alors à la suite d'une modification des éléments médians du segment et elles sont progressivement déplacées vers le début du second élément. La roulade apparaît aux environs du 26e segment pour les deux premiers chants, aux environs du 18e segment pour le chant de midi.

Diverses conditions d'environnement semblent influer sur les constituants du chant et par conséquent modifier celui-ci

C'est ainsi que le temps inter-segment croît avec la diminution dee la pression atmosphérique, ce qui peut très bien s'expliquer par des raisons physiologiques (respiratoires) évidentes.

Le nombre des segments, la différenciation et la modulation des éléments paraissent être en liaison avec la lumière, qui exerce une action à la fois quantitative excitatrice et qualitative . Le nombre d'éléments varie beaucoup selon qu'il s'agit du chant émis au lever du soleil ou du chant de la matinée.

Plus l'éclairement est fort, plus s'accroît le nombre d'éléments. Mais davantage peut-être que la lumière proprement dite, dont le rôle se limitetait à celui d'un stimulus excitateur, c'est la position du soleil qui paraît déterminante comme stimulus - signal puisque même lorsqu'il y a plus de lux l'après midi qu'il n'y en a eu le matin, aucun chant n'est émis durant cette seconde période de la journée.

Par contre, il semble que la chaleur ou le froid n'ait aucune action notable sur le chant. Le vent a au contraire une influence inhibitrice assez nette, ainsi que l'avait noté Carpenter pour Hylobates lar.

- En raison de l'importance du lien familial chez les Hylobatinae, beaucoup plus fort que chez les Ponginae comme le mettent en évidence certains travaux récents sur le chimpanzé notamment (R.K. Davenport, E.W. Menzel, C.M. Rogers, 1961), il est naturel que la présence du congénère influe considérablement sur le chant du Gibbon. L'expérience a été faite au cours des études que nous relatons sur deux concolor gabriellae, un mâle adulte et un prépubère :

La séparation perturbe surtout le chant du plus jeune, sous la forme d'une diminution importante du nombre des segments, d'une augmentation de la durée des silences inter-segments, de la disparition complète des "aboiements".

Le rapprochement des animaux coïncide avec une modification importante des caractéristiques qualitatives et quantitatives du chant, aussi bien chez l'adulte que chez le jeune :

le nombre d'aboiements s'accroît nettement et passe à 69 (contre 30 avant le regroupement) chez le jeune. Chez l'adulte comme chez le jeune, on constate une augmentation considérable du nombre de segments : 170 dans la matinée chez l'adulte, 218 chez le jeune, contre respectivement, 98 et 146 durant la séparation.

Ce chant des Hylobatinae constitue donc un trait bio-éthologique particulièrement intéressant du point de vue adopté ici.

Attitude du Gibbon (H. concolor gabriellae mâle) pendant le chant
(Phot. M. Goustard)

En effet, tout en étant spécifique il n'est pas le simple exercice fonctionnel d'une structure morphologique évidente, telle la natation pour le poisson ou la course pour le cheval. A la différence des autres Pongidae, l'Hylobate ne possède pas les "sacs laryngiens" qui rendent ceux-ci capables d'émettre des cris puissants dans les deux sens du souffle, alors que pourtant rien dans ces cris ne peut être qualifié de chant. A l'inverse, quoique sur le plan du strict appareil phonatoire, le Gibbon ne paraisse pas spécialement bien pourvu, c'est lui seul qui est apte à émettre un chant.

Ce chant apparaît comme une trame mélodique, qui se manifeste en quelque sorte à nu lorsque l'émission d'un segment du chant est accidentellement interrompue et qu'une sorte de "ponctuation" rythmée" (Michel Goustard) se produit. On a vu que la durée totale en est également assez fixe et tout porte à croire qu'il s'agit là d'une propension éthologique "innée", endogène, laissant supposer bien entendu des concomitants biologiques, encore que ceux-ci ne résultent pas de l'appareil phonatoire proprement dit et devraient donc être recherchés soit dans la structure "fine " de la musculature du larynx soit dans la structure neuro-cérébrale, soit plus vraisemblablement dans les deux, comme chez les oiseaux chanteurs et chez l'Homme, mais aussi, sans doute, dans une co-implication spécifique plus profonde.

Sur cette trame mélodique constante interviennent toutes sortes de variations, de modulations, de "pizzicatti" affectant semble-t-il, outre le rythme,toutes les composantes acoustiques (hauteur, amplitude, timbre) et dûs cette fois à des facteurs exogènes d'environnement. Le chant proprement dit, avec l'extrême variabilité que nous avons vue, est alors la résultante extraordinairement complexe de tous ces éléments sonores, assemblés selon une infinité de "dosages".

Ainsi,se trouvent individualisés notamment les chants du réveil, de la matinée et de midi, mais aussi ceux qui font partie des caractères des espèces et sous-espèces, et présentent un intérêt véritablement taxinomique, à l'égal du pelage, de la longueur relative du membre supérieur etc ... Par exemple la voix des concolor est beaucoup plus aigüe et plus mélodieuse que celle de H. lar, elle fait penser à un chant d'oiseau et on a noté qu'elle ressemblait effectivement à celui de l'oiseau appelé Garrulaxe à huppe blanche (Garrulax leucolophus) (J. Delacour op. cit.)

De même nous avons vu qu'une étude minutieuse permettait de distinguer le chant de H. concolor gabriellae de celui pourtant très voisin, de H. concolor leucogenys, de H. Hoolock, etc ...

Enfin, il importe de souligner que la "motivation" du chant des Hylobatinae ne paraît pas se rattacher à un processus psycho-physiologique connu, en effet :

chez H. concolor gabriellae on peut constater qu'il s'agit d'une si forte incitation à chanter que même après une nuit de jeûne, l'animal chante le matin dès qu'il sort de son abri, malgrè la vue de la nourriture préparée dans son parc, comme si la nécessité d'entonner un "hymne au soleil" constituait pour lui une stimulation encore plus forte que la faim. Il interrompt parfois son chant pour manger mais cela est exceptionnel.

Il semble qu'il existe un lien étroit entre une certaine excitation locomotrice (brachiation) et le chant, comme l'a signalé notamment Carpenter. Pourtant, l'étude relatée ici a permis de constater que le chant n'est pas toujours, il s'en faut, précédé d'une excitation locomotrice. Ce qui se passe c'est qu'au cours du chant, entre l'émission de deux segments vocaux mais jamais pendant l'émission elle-même, le gibbon exécute une série complexe de déplacements par brachiation qui semblent eux-aussi ritualisés et mériteraient une étude spéciale. Peut-être s'agit-il alors d'une sorte de danse ?

Le travail de R.A. Andrew (1962) sur les émissions sonores des Primates, complété par M. Goustard (1963) en ce qui concerne les Macaques, (Macaca irus), énumère les situations qui déclenchent la vocalisation : perception d'un objet, rencontre d'un congénère, absence ou perte de contact, approche pour la copulation et copulation elle-même, enfin réaction de dominance-subordination.

Le chant des Holybatinae est incontestablement de nature "expressive", mais on peut se demander, comme nous l'avons fait avec Michel Goustard, quelle en est la signification éthologique ?

Peut-on parler de "ritualisation" appliquée au comportement sexuel et agressif, phénomène facilité par la répétition rythmique dont le rôle important joué dans l'évolution du chant des oiseaux a été signalé ? (A.D. Blest). L'explication est-elle neuro-physiologique et faut-il transposer ici les observations faites sur Saïmiri sciurea qui tendent à admettre l'interaction des conduites

orales, agressives et sexuelles, l'excitation d'une région intéressant les mécanismes oraux se transmettant par connexion et irradiation à d'autres, impliqués dans la fonction génitale? Y aurait-il ainsi transfert d'une excitation locomotrice à une excitation phonatoire et vice versa, en l'occurence de la brachiation à l'émission de segments vocaux durant lesquels, il faut le rappeler l'animal reste immobile ? Peut-on songer encore à une sorte de dérivation de deux tendances contradictoires, l'une à l'attaque, l'autre à l'évitement ? (D. Morris, 1956).

On se souvient que Carpenter (op. cit.) tout en admettant à propos d'Hylobates lar étudiés en milieu naturel que le chant de type I (d'après sa classification) est une expression en quelque sorte gratuite d'excès d'énergie, relie ce même chant aux réactions "territoriales"de défense-attaque. Il conclut que les vocalisations stéréotypées de ces Primates sont polyvalentes, c'est à dire que les patterns sonores ont des valeurs de stimulation différentes selon les situations : ils demeurent les mêmes mais leur motivation et leur fonction biologique varient dans une certaine mesure d'une situation à une autre.

Il est permis de ne pas être très convaincu par cette interprétation ; du reste Carpenter reconnaît lui-même très loyalement qu'elle ne le satisfait pas (op. cit. 179).

Comme nous l'avons dit plus haut, il ne nous semble pas impossible que dans le milieu naturel, c'est à dire souvent à d'assez longues distances, le chant du type I et le chant du type II (d'après la classification somme toute empirique de Carpenter) puissent être confondus, d'autant qu'ils présentent, d'après l'auteur lui-même, de grandes ressemblances. Seul dans ces conditions, le chant du type II, qui du reste n'est émis que par les mâles adultes, serait en liaison directe avec l'agressivité territoriale.

En ce qui concerne au moins H. concolor gabriellae, nous avons pu nous rendre compte par nous-même que le mâle adulte, mis en état d'agressivité et même de rage, faisait entendre des sons aigus du même registre que ceux du chant matinal, mais néanmoins très différents de celui-ci en ce qu'ils ne comportent pas de trame mélodique et rythmique et qu'ils continuent d'être émis

pendant la brachiation fougueuse qui l'accompagne.

S'agirait-il plutôt d'une "activité à vide"(leerlaufreaktion) au sens des éthologistes? Mais la notion d'"excès d'énergie" devrait de toute façon être écartée, semble-t-il, puisque nous avons vu qu' H. concolor gabriellae entonnait le plus souvent son chant à jeun.

Quant à la défense-attaque territoriale, une étude poussée des "aboiements", qui sont pourtant les constituants du chant apparemment les plus agressifs, montre que ceux-ci sont liés à un comportement facial et locomoteur très différent de celui qu'on observe dans la conduite réactionnelle agressive.

En effet, pendant le chant, l'animal a la tête relevée et il est suspendu par ses membres antérieurs détendus, ce qui est la position de repos favorite du Gibbon et constitue une attitude de grande vulnérabilité, très différente de celle qu'il adopte dans la défense-attaque où, avec une grande mobilité, il conserve la tête rentrée, couvrant le cou, et la mâchoire prête à faire usage de ses redoutables canines.

Il semble donc que l'appréhension méthodique conjointe de diverses données biologiques (structure anatomo-physiologique) et éthologiques (traits de comportement non appris) pourvu qu'elles présentent entre elles le lien "syndynamique" de coefficience et concourent à la spécifité d'une forme vivante, puisse être féconde et permette des "localisations" zoologiques plus fines.

En ce qui concerne notamment le chant du gibbon, on est conduit à penser qu'il s'agit d'une manifestation extrêmement originale , laquelle malgrè les variations individuelles n'est pas le propre de tel ou tel spécimen particulièrement doué mais est profondément inscrite dans le genre et comporte une charge de stimulation très forte.

Pourtant, elle n'est pas liée à une armature phonatoire spécialement puissante dont el-

le constituerait purement et simplement la mise en oeuvre.

Elle n'est pas non plus en rapport direct avec telle ou telle grande fonction vitale et nous avons vu qu'elle ne peut être aisément assimilée à une manifestation de défense-attaque, de sexualité ou de dominance-subordination.

Le raisonnement "bio-éthologique" inciterait donc à remonter plus haut dans la dynamique biologique afin d'essayer d'en trouver la "relation".

Des données plus nombreuses (notamment neuro-physiologiques) seraient sans doute nécessaires, mais peut-être peut-on supputer déjà, compte tenu des observations faites, qu'il s'agit d'un trait original pouvant fort bien comme tel, être en liaison génétique avec un autre trait également original, comme celui qui va nous retenir par la suite, et constituer avec lui une sorte de vestige vestige des aptitudes potentielles très riches d'une forme ancestrale.

Au demeurant, on pourrait peut-être, avec les réserves qui s'imposent, rechercher dans ce trait éthologique original des Hylobates, un minimum d'explication d'une de leurs particularités (décidément nombreuses) qui celle-là est d'ordre paléontologique.

Nous avons vu en effet, que "dès l'Oligocène aucun Hylobatiné ne se rencontre en Europe ou en Afrique. Il faut donc supposer que leur évolution s'est faite sur un autre continent" (D. Ferembach, 1958). Or on sait qu'à l'Eocène inférieur, l'Inde était rattachée à l'Afrique, tout en étant séparée du reste de l'Asie par le géosynclinal himalayen. Des groupes de spécimens d'une forme simienne ancestrale y ont peut être émigré, tandis que d'autres restaient en Europe et en Afrique. Puis l'Inde s'étant détachée de l'Afrique à l'Eocène moyen, les Primates arrivés sur son territoire se sont trouvés isolés et D. Frembach [1] rappelle à ce propos les effets "spéciateurs" connus

---

1."Les Limnopithèques du Kenya"".

de l'isolement d'une forme, en citant l'exemple récent donné par Ashton et Zuckerman (1950 -51) : ces auteurs ont constaté que les singes verts africains(Cercopithecus aethiops sabaeus) emmenés il y a environ trois cents ans dans l'île de Saint-Kitts (à l'ouest des Indes), différaient déjà par certains caractères dentaires et crâniens du stock parental resté en Afrique.

"Cet isolement précoce expliquerait le fait que les Hylobatidés, tout en ressemblant aux Pongidés, en diffèrent par un nombre suffisant de caractères pour qu'il ait été jugé utile de les mettre dans une famille spéciale. Leur aspect plus primitif impliquerait une évolution plus lente et par suite une plus grande similitude avec la souche originelle". (D. Ferembach, op. cit.).

Ce fait paléontologique, que nous avons déjà signalé à sa place , laisse supposer :

- que les spécimens de la forme ancestrale qui devait donner naissance aux Hylobatinae, ont émigré très tôt vers l'est et qu'ils sont tous allés très loin dans cette direction, c'est à dire celle du soleil levant.

Il y a certes des Primates actuels plus "orientaux" notamment le curieux rhinopithèque de l'est du Sseu-Tchouan et les macaques du Japon (macaca-fuscata), mais ce sont des cynomorphes et si, comme il semble, les Hylobatinae ont été contenus dans leur poussée vers l'est par le Song-Koi et le Si-Kiang et vers le nord-est par le Yang-tsé-Kiang, (un passage relativement étroit existant seulement entre ces fleuves) c'est qu'ils avaient déjà au moment où ils ont été arrêtés par cette barrière aquatique, l'un de leurs caractères actuels les plus particuliers : l'inaptitude totale à la natation [1]. Le fait qu'ils n'aient pas été arrêtés par les rivières de l'Inde et de la Birmanie semblerait prouver ou bien qu'ils n'avaient pas encore cette inaptitude à ce stade de leur marche vers l'est, ou bien qu'ils y sont passés à une époque si reculée que ces fleuves n'existaient pas, tout au moins dans leur tracé actuel.

Cela expliquerait leur grande concentration dans la péninsule indochinoise, mais cet-

---

1. Cf. Parsons, R.E. "Rivers as barriers to the distribution of Gibbons" 1941-1942.
Morris, R.C. " " " "

te concentration a dû se faire en deux vagues, celle des H. concolor et celle des H. lar, espèces précisément séparées par le Mékong, et dont la plus adaptée dans le sens Hylobatoïde est justement la plus orientale. Ces deux espèces n'hybrident pas et n'ont même pas d'interappétence sexuelle bien qu'il y ait entre elles moins de différence qu'entre Equus caballus et Equus asinus ou entre Felis leo et Felis tigris. L'installation des Hylobatinés dans les îles de la Sonde (Sumatra, Java, Bornéo) et dans l'île de Haïnan remonte nécessairement au temps où ces îles n'étaient pas détachées du continent et bien que cet isolement ait naturellement entraîné des spéciations, les différences morphologiques des espèces ainsi créées sont faibles ou très faibles, preuve que la morphogenèse principale était déjà accomplie ou que les formes initiales étaient enclines à une même orthogenèse.

Ce qui est curieux ce n'est pas bien entendu que les Hylobatinae se rencontrent en Asie puisqu'on sait que les Primates apparus à l'Eocène inférieur en Europe occidentale et en Amérique du Nord, se sont multipliés et très largement répandus à l'Oligocène et au Miocène (sans jamais occuper cependant les grandes îles d'Océanie) ; on trouve même un représentant des Tupaioidea, l'Anagale, dans l'Oligocène inférieur de Mongolie (E. Genet-Varcin op. cit.).

Ce qui est plus remarquable, c'est que, si l'on admet du moins la conclusion de D. Ferembach sur leur généalogie, on ne puisse pas suivre ailleurs que dans leur aire actuelle, les échelons intermédiaires de leur lignée (Cf supra. p. 26 et s.)

Cela confirme encore l'idée que leur forme ancestrale a été littéralemnt aspirée vers l'est par une très forte stimulation solaire qui devait être au moins égale à celle qu'ils manifestent aujourd'hui dans leur chant matinal si particulier. La migration imposée puissamment par cette stimulation qui correspond à une "option" résolument solaire dans le rythme nyctéméral, coïnciderait avec l'émergence d'une "opposition" à la forme originelle précédente, laquelle, si on la suppose lemuroïde devait avoir une vie essentiellement nocturne à en juger par les moeurs des Lemuroïdea actuels : ceux-ci en effet, avec leurs grandes orbites, sont très adaptés au crépuscule et à la nuit (à l'exception de Propithecus et d'Indri).

Donc ce ne serait pas seulement leurs caractères "primitifs" qui rapprocheraient les Hylobatinae de leur souche originelle et en feraient pour ainsi dire, malgrè leur micro-évolution secondaire (grandes canines, brachiation, frugivorisme) des témoins vivants de celle-ci, mais également d'autres traits. "L'hymne au soleil" serait du nombre, tout en marquant, nous venons de le voir le thème de divergence de leur spéciation par rapport à l'ancêtre (et à d'autres émergences contemporaines de la leur), mais on peut penser qu'ils ont gardé également de la "plasticité" de celui-ci, des potentialités locomotrices variées (bipédie, quadrupédie, brachiation) tout en ayant finalement "opté" pour l'une d'elles. Faut-il s'étonner dans ces conditions, que l'on retrouve chez des Primates fossiles tels que Propliopithecus, Pliopithecus, Limnopithecus, Proconsul, dont certains sont placés par divers auteurs sur la ligée des Hylobatinae, cette même aptitude locomotrice trivalente ? En fait, c'est également sur ce plan de la locomotion que semble s'être opéré le clivage spéciateur de ceux-ci, car s'ils sont devenus les N° 1 de la brachiation, on peut penser qu'ils se sont "corrélativement" opposésà la quadrupédie, pour laquelle ils se classent au dernier rang chez les Primates car ils sont, on l'a vu, aussi piètres quadrupèdes que l'Homme.

Par contre, c'est avec leur incontestable seconde place en bipédie que leur aptitude au chant semble être en relation.

Il n'est pas inutile de souligner en effet que tous les êtres vivants aptes à un véritable chant sont des bipèdes (oiseaux compris) et il faut sans doute voir là beaucoup plus qu'une coïncidence : comme nous avons essayé de le démontrer dans un autre travail à propos du langage articulé il est nécessaire pour la phonation chantée (et à fortiori pour la phonation articulée) que le souffle porteur du son soit, dans une certaine mesure, contenu et ne s'échappe pas tout d'un coup : c'est ce que l'on voit dans les instruments à vent, où il est retenu soit par un dispositif d'amenuisement tel que l'anche du hautbois, soit par une courbure du corps de l'instrument (saxophone etc ...). On est ainsi conduit à penser que si la plupart des animaux (même les anthropoïdes autres que le Gibbon qui sont pourtant phonatoirement mieux doués que lui) ne peuvent émettre que des cris, c'est qu'en raison de leur flexion crânienne insuffisante, leur bouche se trouve plus ou moins dans le prolongement de leur trachée-artère et de leur larynx, disposition qui rend impossible l'émission de la vocalise,

c'est à dire de la voix chantée, en raison de l'échappement trop rapide du souffle. Par contre, plus la flexion crânienne est grande, plus l'ensemble trachée-larynx-cavité buccale est coudé, c'est à dire plus le chant est possible.

Par là se trouve réaffirmée l'importance des co-implications bio-éthologiques du mode de station et de locomotion, notamment de la bipédie, dont est doué le Gibbon et à laquelle nous arrivons maintenant.

CHAPITRE DEUXIEME

- LA BIPEDIE DU GIBBON -

Bien qu'elle ne soit niée par personne, la bipédie du Gibbon n'a jamais reçu qu'une attention distraite, et seules de brèves mentions y sont consacrées. C'est que celui-ci est classé à à bon droit, comme brachiateur et que faute d'information suffisante, la bipédie est présentée comme une posture aussi accessoire chez lui que chez d'autres Primates, notamment chez les Ponginae qui sans y être adaptés l'adoptent passagèrement.

Bien plus, le Gibbon s'y montrerait, dit-on, particulièrement malhabile puisqu'il aurait besoin, même pour marcher sur un sol plan, d'utiliser ses grands bras comme balancier, à la manière des funambules.

C'est dans cette attitude qu'il est coutumièrement représenté et c'est d'ailleurs ainsi qu'il se révèle à une observation superficielle.

Même C.R. Carpenter, qui a pourtant fait les belles observations que l'on sait sur Hylobates lar en milieu naturel (mais sans doute pour cette raison même) tout en reconnaissant que le Gibbon peut marcher, (ou plus exactement courir, dit-il), sur ses pieds avec une facilité plus grande que n'importe quel Primate excepté l'Homme, affirme que, bien qu'il soit alors "pratiquement en station verticale", le Gibbon effectue seulement un "redressement arrière" (backing up) comme on en constate occasionnellement chez la plupart des Primates simiens. Il s'agirait d'une "simple forme d'inclinaison du corps qui ne peut pas être strictement comparée à la station debout, humaine, laquelle consiste réellement en une érection de la partie présacrée de la colonne vertébrale et a conduit à tant de modifications d'une grande portée dans le corps humain. [1)]

---

1. Op. cit. p. 5 (nous traduisons)

Nous verrons ce qu'il faut penser d'une telle affirmation, qui tient au fait que cet auteur a principalement observé les Gibbons dans leur milieu sylvestre, conditions indispensables à la connaissance exacte de leurs moeurs mais non les meilleures pour l'étude de la bipédie, ce mode de locomotion n'étant presque pas utilisé par ces animaux au cours de leur vie arboricole.

- Allure générale pendant la station bipède -

Dans cette position le Gibbon marche, trottine ou court et même très vite notamment lorsqu'il est poursuivi par un prédateur. Il ne reste pas volontiers immobile et s'accroupit presque aussitôt qu'il s'arrête. La tête est un peu penchée en avant et comme rentrée dans les épaules, les genoux sont très légèrement fléchis. On pense irrésistiblement au maintien qu'on attribue, depuis Marcelin Boulle, à l'Homme de Néanderthal.

Souvent, surtout chez Hylobates concolor, les bras sont relevés à hauteur des épaules, et de chaque côté, les coudes et les mains ployés à angle droit, doigts allongés et tournés en dehors. Anthropomorphiquement, l'impression est celle d'un geste de lamentation. Quand la marche est lente, elle semble mal assurée, comme celle de quelqu'un dont on dit qu'il "marche sur des oeufs" et c'est alors que, ses bras oscillant avec le mouvement de progression, le Gibbon paraît s'en servir comme de balanciers. Il est bien probable qu'il s'agit là encore d'une impression teintée d'anthropomorphisme.

En effet, lorsqu'un homme marche sur un chemin difficile et inégal, il étend machinalement les bras transversalement pour assurer son équilibre. C'est ce mouvement que l'on prête

au Gibbon, qui l'a peut-être parfois, mais tout aussi exceptionnellement car :

1. il est capable de marcher en plaçant ses bras à peine repliés, le long du corps et un peu tournés en-dehors (attitude fréquente surtout chez Hylobates lar) Il peut fort bien aussi, contrairement à ce qui est dit parfois, marcher en portant quelque chose (par exemple une salade, comnous l'avons observé) dans ses deux bras ;

2. bien plus, s'il avait vraiment besoin de ses deux bras pour s'aider à marcher, il ferait mieux que de les étendre en l'air pour y chercher un soutien précaire, il ferait ce que l'Homme ne peut pas faire, il appuierait simplement leurs extrémités de part et d'autre sur le sol. Et la meilleure preuve qu'il pourrait le faire est qu'il le fait parfois, lorsqu'il adopte ce mode curieux de locomotion dont nous avons déjà parlé, où il se sert de ses bras comme béquilles ...

A la vérité, si le Gibbon lève ainsi les bras pour marcher en bipédie, il semble bien que ce soit tout simplement parce que ceux-ci le gênent : ils sont si longs qu'il ne pourrait pas marcher en les laissant pendre le long du corps et la façon la plus commode qu'il ait de les porter, consiste à les replier à sa hauteur, sous peine d'être obligé de les laisser traîner derrière lui ...

Du reste, il lui arrive de les croiser comiquement sur sa tête.

Mais ce qui est surtout frappant et paradoxal, c'est que malgrè ces difficultés, le Gibbon adopte spontanément la bipédie lorsqu'il est à terre : à sa descente d'un arbre, il saute sur le sol de face et sur ses pieds. Jamais il n'atterrit à reculons ni ne se met d'abord à quatre pattes pour se relever ensuite. L'attitude dressée n'est pas chez lui occasionnelle et épisodique, elle est immédiate et adoptée à titre principal comme mode de locomotion terrestre.

N'est-il pas surprenant que le plus brachiateur des Primates simiens soit aussi le plus bipède ?

Nous aurons à essayer de répondre à cette question, après avoir examiné un peu plus en détails la station et la locomotion bipédales du Gibbon.

- Décomposition de la posture et de la locomotion animales-

Il s'agit d'une réalité mécanique qui, chez une forme vivante, a son pendant anatomo-physiologique bien connu.

Dans la perspective méthodologique adoptée ici, nous dirons que l'équilibre (statique ou en mouvement) d'un corps sur le sol est la relation de son axe de gravité (par où s'exerce la pesanteur) et de son aire de sustentation (par où s'exerce la résistance).

La conditon idéale d'équilibre est celle où l'axe de gravité coïncide avec l'axe du corps. L'équilibre est encore stable quand l'axe de gravité sans coïncider avec l'axe corporel, ne sort pas des limites du polygone de sustentation. S'il les dépasse, il y a chute, c'est à dire mouvement restaurant l'un des états d'équilibre précédents. Ou bien il faut alors qu'interviennent d'autres forces pour rétablir un équilibre (instable) refaisant passer, mais artificiellement, l'axe de gravité par le polygone de sustentation.

Il est évident que la position en hauteur du centre de gravité du corps est en liaison directe avec la plus ou moins grande facilité de cette opération.

Dans la nature vivante, ce problème mécanique (c'est à dire à la fois dynamique et cinématique) de la posture et de la locomotion terrestre, a reçu divers types de solution.

Dans le cas de la reptation, même lorsque celle ci coexiste avec des pattes qui sont alors placées horizontalement de chaque côté du corps (Sauriens) le problème d'équilibre ne se pose pas puisque le centre de gravité se trouve au ras du sol, l'axe de gravité est perpendiculaire à l'axe corporel et l'aire de sustentation coïncide sensiblement avec la surface portante du corps lui-même

Mais la difficulté commence lorsque les pattes deviennent porteuses en passant sous le corps, comme cela s'est effectivement produit au cours de l'évolution, et comme cela se produit encore chez les Mammifères "nidicoles" qui ne savent pas marcher à la naissance et ne peuvent se soutenir qu'au bout d'un certain temps de vie post-natale.

Chez l'animal quadrupède à l'arrêt, l'axe de gravité, ventral, est perpendiculaire à l'axe corporel et passe sensiblement au centre du polygone de sustentation délimité par les quatre pattes, entre lesquelles se répartit le poids du corps.

Au repos, les muscles interviennent très peu, le rôle de soutien étant dévolu aux os et aux ligaments.

Dans la marche au contraire, les muscles entrent puissamment en jeu à la fois pour assurer la propulsion et pour maintenir l'équilibre. Celui-ci en effet, est alors constamment rompu et constamment rétabli par l'animal lui-même.

Chez les quadrupèdes, une poussée initiale résultant de la contraction des extenseurs de deux pattes tend à projeter l'animal qui, pour ne pas tomber, avance les deux autres pattes et ainsi de suite. Mais la répartition de la tâche entre les deux groupes de deux pattes varie selon les catégories zoologiques:

on se trouve là aussi, en présence d'une relation où l'opposition de deux composantes aboutit à une production commune. Ces composantes sont représentées par les deux groupes de deux pattes dont chacun assure tour à tour le rôle de progression et le rôle de soutien-propulsion, chacun d'eux se trouvant alternativement en l'air ou appuyé sur le sol. Mais, selon les catégories zoologiques ces deux groupes sont composés tantôt des pattes antérieures et des pattes postérieures (Lièvre, Kangourou, ...), tantôt d'une patte antérieure et de la patte postérieure située du même côté ("amble" de l'Eléphant, des Camélidés ...) tantôt enfin d'une patte antérieure et de la patte postérieure opposée (antérieure gauche - postérieure droite, et inversement). Dans le saut, les pattes antérieures puis les postérieures quittent le sol, l'animal se trouvant un instant propulsé en l'air, puis elles

reprennent contact avec le sol dans l'ordre où elles l'ont quitté.

Le trot et le galop sont des combinaisons de la marche et du saut. Dans le premier les deux groupes de pattes longitudinaux propulsent alternativement le corps en l'air ; il demeure un court instant sans aucun appui au sol, et chez les animaux tels que le lapin, chez qui les groupes de pattes sont transversalement composés et le train postérieur seul pulseur , le trot ne se distingue du galop que par la plus ou moins grande accélération du mouvement.

Dans le galop des autres quadrupèdes, le groupement des pattes se fait transversalement aussi, le train arrière et le train antérieur étant alternativement pulseurs, et le temps que le corps passe sans appui peut égaler et même dépasser celui qu'il passe au sol. Chez des antilopes telles que les Impalas, le galop est fait d'une série de bonds immenses, de même chez le Kangourou, qui replie alors ses pattes antérieures réduites et progresse par bonds en s'appuyant sur les pattes postérieures et la queue.

Dans le sautillement, pratiqué par beaucoup d'oiseaux et, chez les Primates, par le Propithèque sur ses pattes postérieures, il y a alternance d'appui fixe et de projection simultanée des deux pattes entraînant le corps en avant par saccades.

On sait que si certains quadrupèdes prennent appui sur la plante et les doigts, d'autres , morphologiquement plus adptés à une marche légère et rapide, s'appuient sur le bout des doigts et même sur les ongles des doigts, lesquels ont tendance à se réduire en nombre. Cette tendance atteint son maximum chez les Equidés qui marchent sur l'ongle d'un seul doigt.

La situation du centre de gravité corporel est en liaison étroite avec le mode de locomotion :

un centre de gravité situé en avant, en fonction d'un poids relatif élevé de la partie antérieure, ne sera compatible qu'avec une quadrupédie accusée ;

un centre de gravité médian, à égalité de poids du train antérieur et du train postérieur, pourra coexister avec tous les modes de locomotion (quadrupédie , brachiation, bipédie). Mais la dépense musculaire sera d'autant plus grande que le point d'appui sera plus distant du centre de gravité ;

enfin, un centre de gravité ombilical ou même pelvien favorisera la bipédie.

Celle-ci représente une économie de moyens mécaniques, c'est à dire dans la perspective adoptée ici, une "relationalisation" plus grande, puisqu'il y a opposition fonctionnelle poussée entre les membres antérieurs et les postérieurs, ceux-ci assurant seuls le rôle de soutien et de propulsion.

Croquis rappelant la démarche du Gorille, du Gibbon et de l'Homme

Concomitantes anatomo-physiologiques de la station érigée -

On ne peut que constater, cela est bien connu, une certaine conformité logique de la structure somatique avec la fonction posturale et locomotrice.

L'attitude d'observation "relationnelle" nous garantira cependant ici contre la tentation de voir entre ceci et cela un lien de causalité unilinéaire.

Au demeurant, il est à priori indéniable que la bipédie va de pair avec diverses particularités structurales, qu'il semble opportun de rappeler pour notre propos.

En ce qui concerne la tête, les concomitantes de la bipédie pourraient presque être supputées abstraitement avant que d'être constatées :

pas de pachyostose ni de lourdes "superstructures" du crâne, des mâchoires réduites, une orientation adéquate des condyles occipitaux et du foramen magnum, un recul de celui-ci sous le crâne, un développement de la mastoïde et du promontoire occipital.

Il en est de même pour le tronc : extension transversale de la cage thoracique et rejet en arrière de la ceinture scapulaire mais surtout modification de la colonne vertébrale et du bassin.

Dans la station érigée, le rachis devient une colonne portante qui se différencie des structures de pont suspendu et d'arc qu'il revêt lorsqu'il coexiste avec une fonction quadrupédale d'appui sur les quatre membres.

Le rachis du Gibbon (jeune). (Photo. P. Grapin - Laboratoire d'Anthropologie Paléontologie de la Sorbonne. Professeur J. Piveteau)

Pour Schultz (1939) [1], l'Homme et les Anthropoïdes se séparent des autres catarhiniens par une plus grande longueur relative de la colonne cervicale, dorsale et sacrée et un raccourcissement de la colonne lombaire et caudale :

	Cat. Inf.	Gorille	Chimpanzé	Orang	Gibbon	Homme
cervicale	15 à 18 %	22-23	22-25	22-29	21-22	25
dorsale	41 à 45%	49	50	49	50	54
lombaire	39 à 48 %	27	22	24	29-32	36
sacrée	11 à 17%	26	26	26	19-20	26

Pour A. Delmas (1958), l'importance proportionnelle du rachis lombaire est de :

40 à 45 % chez les Cynomorphes
24 % chez l'Orang
29 % chez le Gorille
32 % chez le Gibbon
32 % chez l'Homme

Ce dernier pourcentage est " un nouvel indice de l'érection du tronc. Il signe presque nécessairement la présence d'une cinquième lombaire que l'on peut ainsi à juste titre appeler la vertèbre de la station debout [2]". On voit que l'Homme le partage avec le Gibbon.

---

1. "The relative length of the regions of the spinal column in Old World Primates"

2. In " Les Processus de l'Hominisation", Colloques du C.N.R.S.

Toutefois, le nombre relatif des dernières vertèbres présente une grande variabilité, mais cette variabilité elle-même croît de l'Homme (± 0 38) aux Ponginae (± 0,85) , aux Hylobatinae (± 0,90) et aux autres Catarhiniens (± 2 à 4) et elle varie selon les régions du rachis : nulle ou presque nulle dans la région cervicale, elle grandit généralement dans le sens cranio-caudal, surtout chez l'Homme, mais pour chaque segment (sauf le cervical) elle est plus accusée chez les autres Primates que chez lui, spécialement pour les vertèbres thoraciques (Ponginae) et pour les caudales (Catarhiniens inférieurs et Platyrhiniens).

Comme le nombre, la forme des vertèbres varie avec la posture et le mode de locomotion : l'inclinaison des apophyses épineuses va de pair avec des mouvements longitudinaux du rachis" l'isoclinie est liée à un type de locomotion mettant en jeu de façon égale et analogue les quatre membres, l'anticlinie traduisant la locomotion par bonds d'un train postérieur fonctionnellement spécialisé. (A. Delmas, op. cit.).

Mais chaque segment rachidien présente une forme vertébrale variant avec le rôle qu'il joue selon le mode de posture et de locomotion :

au port de tête du quadrupède, où celle-ci est appendue à l'extrémité de l'axe corporel correspondent des vertèbres cervicales hautes, à transverses longues et à l'épineuse importante qu'on trouve encore chez les Pongidae, alors que le rachis érigé présente des vertèbres cervicales au corps bas mais large, aux transverses et à l'épineuse courtes, celle-ci isocline et le plus souvent bituberculée. Les deux premières, atlas et axis, sont développées et plus spécialement associées au crâne, l'isoclinie va normalement avec l'attitude redressée de la tête et la bituberculisation avec l'importance des rotateurs du cou.

Par contre, le rôle du rachis thoracique ne varie guère de la quadrupédie à la bipédie et les caractères de la vertèbre dorsale (corps haut et cylindrique, transverse d'autant plus oblique qu'on va dans le sens caudal, épineuse longue à isoclinie marquée) ne différencient pour ainsi dire pas l'Homme des Pongidae et des Cynomorphes.

Il n'en va pas de même des vertèbres lombaires qui, chez les bipèdes, ont un aspect réniforme, un corps large et haut, des apophyses transverses frontales costiformes, des épineuses longues, massives, isoclines. (A. Delmas, op. cit.).

Ce caractère existe chez le Gibbon beaucoup plus que chez les Ponginae et les Cynomorphes où il est faible ou nul.

Fonctionnellement, cette conformation cadre avec les oscillations sagittales du corps, le développement des bras de levier vertébraux, latéraux et postérieurs, allant avec celui de muscles corrélatifs, limite leurs oscillations latérales et ventrales qui sont de régle dans la quadrupédie et la brachiation.

Quant au sacrum, il est lui aussi en liaison étroite avec la posture. Les observateurs considèrent que la forme qu'il affecte chez l'Homme provient d'un processus d'enfoncement des vertèbres sacrées dans la masse du sacrum avec une fixation simultanée des extrémités externes de ses masses latérales dans l'articulation sacro-iliaque. Ce processus serait dû à une constante pression de haut en bas. (Speransky, 1925)

Bassin, sacrum et rachis lombaire de Gibbon (Photo. Muséum Lab. d'Anatomie Comparée)

C'est à cette forte pression qu'on peut rattacher certaines particularités morphologiques du sacrum, telles que sa concavité et sa largeur, aussi bien ventrale que dorsale, l'extension de l'auricule, coudée à angle droit, la fréquence de l'hypobasalité...

Chez les Singes inférieurs toutes les extrémités externes des masses latérales sont inclinées vers le bas. Chez les Anthropoïdes seules les masses latérales de la première vertèbre sacrée gardent cette position. Les masses latérales des autres vertèbres s'en dégagent plus horizontalement et l'angle est à peu près droit.

Chez l'Homme, cet angle n'est jamais inférieur à 90 ° et il est souvent plus grand (Speransky, op. cit.).

En ce qui concerne l'os sacré, c'est l'Orang et le Gibbon qui sont les plus proches de l'Homme, puis vient le Gorille et enfin le Chimpanzé qui, à ce point de vue est le plus proche des Singes inférieurs.

Seul l'Homme présente un promontoire sacré. Nous avons vu que le nombre de ses vertèbres sacrées et en moyenne de 5,2 contre 5,1 à 5,6 chez les Ponginae et 4,4 chez le Gibbon.

Enfin, pour ce qui est de la partie caudale qui peut atteindre 28 vertèbres chez les autres Catarhiniens, elles est réduite au coccyx chez les grands anthropomorphes mais c'est assez curieusement l'Homme qui a le plus de vertèbres coccygiennes (4,2 en moyenne) et le Gibbon qui en a le moins (2,7), les trois autres anthropoïdes occupant une position intermédiaire (3,2 à 2,8).

Comme le nombre et la forme, le poids des vertèbres peut sembler résumer un ensemble de caractères fonctionnels, distincts selon la posture et la locomotion :

tandis que tous les rachis des Primates ont un poids relatif analogue dans une région qui va de D1 à D4, les cervicales sont moins lourdes avec la station érigée et les dorso-lombaires plus pesantes.

Tout le long de la colonne vertébrale, la variété du poids des vertèbres semble correspondre à la variété fonctionnelle de celles-ci : si le poids des arcs des deux premières cervicales est relativement élevé, il faiblit pour l'arc postérieur des cinq suivantes, il est égal pour tous les arcs de D1 à D12, s'accroît avec une rapidité considérable de L1 à L3, puis diminue légèrement pour L4 et L5.

L'interprétation fonctionnelle de ces variations tient compte :

- " de l'équilibre relativement assuré dans les régions cervicales et lombaires inférieures

- de la présence d'un levier très fort et très actif dans la région lombaire supérieure (en L_1 et L_3 particulièrement) vertèbres auxquelles revient la charge de maintenir la posture et de régler le balancement du rachis dans la locomotion (A. Delmas, op. cit.)

Il est bien connu que les courbures rachidiennes sont considérées liées à la posture érigée :

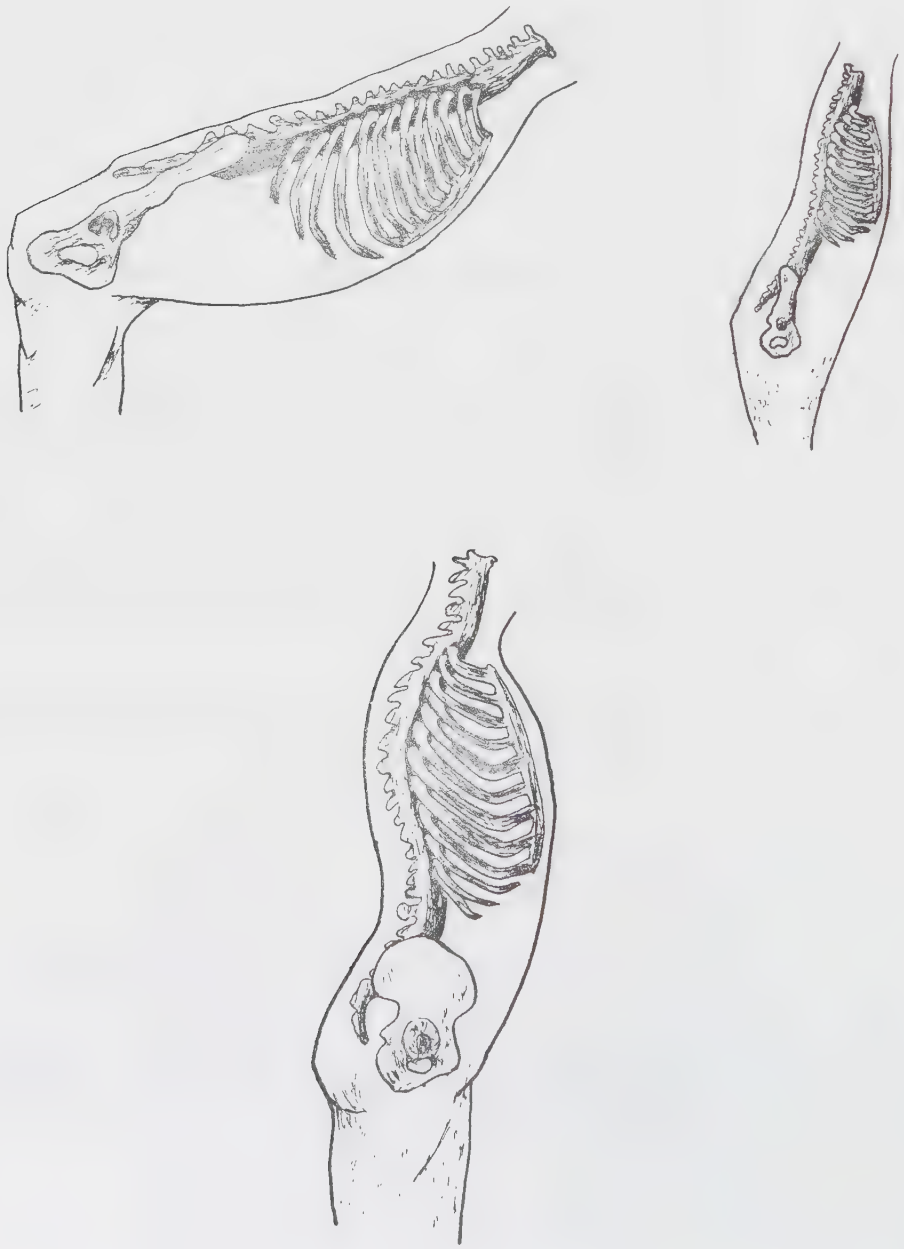
la courbure vertébrale des Cynomorphes est unique et composée de deux parties situées de part et d'autre de la vertèbre diaphragmatique.

Les vertèbres situées au sommet d'une concavité ou d'une convexité rachidienne sont celles qui accusent le plus la forme d'un coin (indice lombaire de Cuningham).

Dans la posture érigée, "la cinquième lombaire est toujours plus haute en avant qu'en arrière et réalise un coin à base antérieure. Cette forme ou cyrtorachie, peut s'observer jusqu'à la deuxième lombaire ; elle signifie alors que la courbure lombaire est forte et s'accompagne d'une lordose marquée". (A. Delmas)

Les Ponginae ne présentent guère que deux courbures, dont une cervicale, convexe ventralement, en plus de la courbure commune aux Cynomorphes.

Chez le Gibbon, nous avons pu observer, nous l'avons dit, l'ébauche assez marquée d'une troisième courbure, dorsale, variable selon les individus.



Le rachis dans la posture du Chimpanzé, du Gibbon et de l'Homme.

Avec la bipédie, le bassin devient une pièce maîtresse de l'ensemble corporel érigé, non seulement en effet c'est sur lui que s'insèrent les muscles extenseurs des membres postérieurs devenus inférieurs, non seulement il reçoit et répartit les pressions venues de l'axe rachidien, mais il est aussi le support et le réceptacle de la masse des viscères abdominaux.

Allongé et étroit lorsque le train postérieur est pulseur, étiré avec la brachiation, élargi mais encore haut avec la station semi-érigée, il s'abaisse, se rejette en arrière, s'évase et s'arrondit avec la station droite.

Les anatomistes n'hésitent pas à voir dans les particularités du bassin érigé une signification fonctionnelle : "ilion large, étendu d'avant en arrière, bordé d'une crête iliaque épaisse, grande échancrure sciatique aux bords angulés, épine sciatique proéminente, tubérosité ischiatique haute, épine iliaque antéro-inférieure bien développée, gouttière du psoas iliaque marquée, auricule en situation basse rapproché de la coxo-fémorale et de forme coudée."

La forme coudée de l'auricule est due à la bascule sacrée sous le poids du tranc et des viscères, son encastrement et sa descente relative obéissant aux mêmes raisons. La croissance de l'épine sciatique est en rapport avec la traction du petit ligament sacro-sciatique tendu par la bascule sacrée. La hauteur de la tubérosité ischiatique témoigne du rôle des muscles ischio-jambiers étirés dans l'érection du tronc. La gouttière du psoas est en rapport avec la pression d'un muscle allongé par l'extension, l'épine iliaque antéro-inférieure avec celle du puissant ligament ilio-fémoral, (le ligament de la station debout de Bertin). Le développement en largeur si particulier de la crête n'est pas moins significatif, il montre la valeur des muscles de la paroi antéro-latérale de l'abdomen dans le maintien de l'équilibre vertical.

Peuvent encore être mis en rapport avec la locomotion érigée : le développement de l'ilion en arrière du rachis, corrélatif de celui de la masse fessière qui règle le balancement du tronc sur le membre inférieur. Le grand fessier, en raison de sa situation postérieure, maintient l'érection du tronc au cours de la marche ; enfin l'angulation de la grande échancrure n'est qu'un phénomène secondaire du précédent (A. Delmas op. cit.)

Nous avons vu que le bassin du Gibbon présente de fortes tubérosités ischiatiques, qu'il est étiré vers le haut et plat, ce qui oblige la femelle gravide à réadopter la quadrupédie dans les derniers temps de la gestation.

Une corrélation de fait entre les membres et la posture n'a pas manqué d'être observée (Schultz, 1944-50 - Ashley Montagu, 1945, Wood James, 1948) :

La longueur du membre antérieur par rapport au tronc croît en général de la quadrupédie à la bipédie et à la brachiation :

Cynomorphes	118%
Homme	158,6
Chimpanzé	171,9
Gorille	183,6
Orang	202,6
Gibbon	242,3

Le membre postérieur croît de la quadrupédie à la bipédie :

Cynomorphes	106%
Orang	118,2
Chimpanzé	127,1
Gorille	131,5
Gibbon	148,9
Homme	171,9

Fonctionnellement, ces comparaisons peuvent signifier que la bipédie requiert l'allongement du membre inférieur pour agrandir la base de sustentation pendant la marche, et à l'inverse le raccourcissement du membre supérieur pour alléger le haut du corps et abaisser le centre de gravité

Les Cynomorphes quadrupèdes, marcheurs-grimpeurs, ont des membres postérieurs et antérieurs à peu près égaux, avec une légère prédominance de ceux-ci allant avec une certaine pratique de la brachiation.

Les grands anthropoïdes ont une nette prédominance du membre antérieur.

Pour l'Homme, l'indice intermembral (92) se rapproche curieusement de celui des Lémuriens et de certains Platyrhiniens.

Quant au Gibbon il occupe, de ce point de vue aussi, une place contradictoire : ses bras sont démesurés et son indice intermembral est élevé (165), mais ses membres postérieurs sont néanmoins longs et leur longueur par rapport au tronc le classe le plus près de l'Homme.

Divers autres caractères de ses membres postérieurs contribuent encore à rendre sa position quelque peu déroutante.

Si l'on considère par exemple l'angle de divergence ou angle condylo-diaphysaire qui est l'angle que fait l'axe de la diaphyse fémorale avec la verticale passant par l'épiphyse inférieure du fémur, on constate que cet angle qui est en moyenne de 0 à 2° chez les Singes inférieurs n'est que de 2 à 3° chez le Chimpanzé, le Gorille et le Gibbon, qu'il atteint 5° chez l'Orang et 8 à 13° chez l'Homme. (H. Vallois, 1929 [1]). Chez le Pithécanthrope, qui présentait pourtant une remarquable rectitude du fémur, cet angle atteignait 12°.

Il est lié à l'une des nombreuses torsions osseuses qui accompagnent la station bipédale et contribuent à fournir à l'axe de gravité un nombre aussi grand que possible de points de passage compatibles avec l'équilibre érigé. L'angle est plus faible chez les sujets très jeunes, et aussi chez les sujets féminins, mais il s'agit alors d'un effet de l'élargissement du bassin.

---

1. "L'épiphyse du fémur chez les Primates".

Il faut toutefois remarquer que si les valeurs extrêmes de l'angle se distribuent entre 4,5 et 6 chez les Ponginae (Gorille par exemple de 0,30 à 5,30) elles atteignent parfois 11° chez le Gibbon, preuve de plus de l'extraordinaire variabilité individuelle de celui-ci.

Il n'est pas jusqu'à la rotule qui ne contribue à donner au Gibbon une place singulière.

Si la longueur rotulienne des anthropoïdes (Hylobates compris) n'atteint pas celle de l'Homme (30 à 40 mm. contre 52,5), la longueur proportionnelle est égale chez l'Homme et chez le Gibbon.

La largeur, inférieure à celle de l'Homme chez l'Orang, le Chimpanzé et le Gorille, est très variable chez le Gibbon mais la largeur proportionnelle est sensiblement celle de l'Homme et la moyenne égale celle de beaucoup de races humaines. (de Vriese, 1913) [1]

On s'attend évidemment à ce que les modifications osseuses de la jambe allant de pair avec la posture et la locomotion aient leur pendant musculaire.

C'est le cas notamment pour le biceps fémoral, ce muscle volumineux de la cuisse qui est formé de deux parties inégales, le "long chef" (chef ischiatique naissant de la tubérosité de l'ischion), le "court chef", fémoral, qui naît de la partie moyenne de la ligne âpre du fémur.

Ces deux parties se réunissent vers le bas en un tendon unique qui va à la tête du péroné et pour une faible part au tibia, chez l'Homme.

Chez le Gibbon, le chef fémoral se projette tout entier sur le chef ischiatique et leur

---

1. "La morphologie de la rotule des Anthropoïdes"

tendon commun se termine sur la tubérosité externe du tibia et un peu sur la tête du péroné. (H. Vallois, 1921) [2]

Si l'on passe de l'Orang au Chimpanzé et au Gorille, puis au Gibbon et à l'Homme, on voit qu'il y a réduction des insertions distales du muscle et fusion progressive de ses deux parties constituantes. Chez le Gibbon comme chez l'Homme, les insertions sont presque exclusivement limitées à la tubérosité externe du tibia et à la tête du péroné. La fusion distale des deux chefs est complète, du moins chez les adultes.

Des anthropoïdes, le Gibbon est le seul qui puisse étendre tout à fait le genou ; disposition qui paraît évidemment en rapport avec la marche bipède, la modification du biceps fémoral allant de pair avec l'extension de la jambe sur la cuisse.

La structure du pied du Gibbon présente des caractères très divers.

La largeur en est moins grande que celle du pied de l'Orang et plus grande que celle du pied de Gorille et de Chimpanzé, la hauteur est la plus faible de tous les Anthropoïdes (Orang-Gorille-Chimpanzé) et il en est de même pour la hauteur malléolaire (mais le Gorille vient sur ce point avant le Chimpanzé).

La surface de la malléole interne est plus large chez le Gibbon que celle de la malléole externe, à la différence des trois autres anthropoïdes.

C'est l'Hylobate qui a le plus court astragale de tous les anthropomorphes, et pour la hauteur de cet os, il vient au second rang après l'Orang. Par contre c'est chez lui qu'on rencontre la plus forte hauteur relative de l'astragale par rapport à sa longueur, disposition particulièrement accusée chez les jeunes et qui rapproche le Gibbon des Cercopithèques et des Semnopithèques (Volkov, 1903).

---

2. "La formation progressive du biceps fémoral chez les Anthropoïdes et chez l'Homme". Cf. également Jouffroy, F.K. "L'indépendance du muscle ischio-condylien chez les Gibbons", 1931. Ce muscle (portion interne du grand adducteur) a été trouvé soudé au reste de l'adductor magnus chez Hylobates agilis et individualisé chez H. Leuciscus, concolor, entelloïdes et hoolock. Il s'insérait sur la diaphyse fémorale, sous le faisceau moyen du grand adducteur, disposition voisine de celle qu'on trouve chez certains Prosimiens, notamment Tarsius.

L'angle d'écartement de la tête astragalienne éloigne le Gibbon de l'Homme :

Homme	20°
(nouveau-né)	29°
Cynocéphale	30°
Gorille	30°
Orang	33°
Chimpanzé	35°
Gibbon	36°

(R. Anthony, 1902)

Quant au calcanéum, qui est plus court chez les grimpeurs que chez les marcheurs, il va croissant de l'Orang au Gibbon, au Chimpanzé, au Gorille et à l'Homme.

Enfin la hauteur du talon d'Hylobates est voisine de celle de l'Homme et elle dépasse même celle des Veddahs, des Négritos et des nouveau-nés.

- La marche bipède du Gibbon -

Un même résultat peut être atteint par des moyens parfois différents, il en est ainsi de la progression des bipèdes.

Chez l'Homme, la marche met en jeu, nous l'avons vu, à la fois les muscles sustentateurs du tronc et les muscles propulseurs du membre inférieur.

Les extenseurs et les fléchisseurs interviennent déjà au niveau de la cuisse, mais plus encore au niveau inférieur de la jambe où, en agissant sur les différentes parties du pied (talon, plante, orteils,) ils mettent en oeuvre un levier du deuxième genre, c'est à dire un levier où la résistance se trouve entre la puissance et le point d'appui.

A partir d'un être bipède arrêté, le problème de la marche consiste, nous l'avons vu, à rompre volontairement l'équilibre pour projeter le corps tandis que l'un des membres, libéré de la sustentation, quitte le sol et se porte en avant et que l'autre assume la sustentation et la propulsion.

Mais pour que le membre qui progresse puisse quitter le sol, il faut qu'il se raccourcisse, sous peine de buter et pour qu'il prenne de nouveau appui plus loin, il est nécessaire qu'il s'étende en étant propulsé. Il y a donc un multiple mouvement de fléchissement qui commence par soulever le pied (basculant d'arrière en avant et déplaçant ainsi l'axe de gravité), qui se poursuit par une semi-flexion de la jambe sur la cuisse, de celle-ci sur l'avant du tronc et du pied sur l'avant de la jambe. Suivant cette flexion multiple, intervient une extension inverse, qui allonge au-dessus du sol tout le membre y compris le pied, tandis que l'autre membre, assumant provisoirement tout le poids, amorce la manoeuvre de fléchissement dès que l'autre membre en extension a pris appui sur le sol, et ainsi de suite.

Chez les quadrupèdes, la décomposition des mouvements est sensiblement la même, mais le double rôle est tour à tour assuré par un groupe antéro-postérieur de deux pattes symétriques ou opposées, ce qui permet un bien meilleur équilibre et répartit davantage la tâche musculaire.

Il est bien connu que chez beaucoup d'entre eux, l'inclinaison en avant propice à une progression légère et rapide est déjà réalisée en permanence par l'adaptation morphologique des membres eux-mêmes, et spécialement de leurs extrémités. En ce cas le raccourcissement du membre de progression antérieur s'opère par une flexion du segment distal de la patte, inverse de celui du membre postérieur.

Chez les sauteurs, nous l'avons vu, l'arc rachidien se tend et se détend en même temps qu'se relaient, dans l'appui-propulsion et la progression, les deux groupes de pattes couplées transversalement (train antérieur, train postérieur).

Chez les trois grands anthropoïdes, qui se tiennent occasionnellement en station droi-

te, mais qui ne sont pas adaptés à la marche verticale, le mouvement est moins complexe et ne suit pas le schéma de la vraie progression bipédale :

le "raccourcissement" nécessaire à la projection du membre de progression est obtenu non pas tant par une dorsi-flexion du pied (mouvement presque impossible aux Anthropoïdes) ni par une flexion postérieure de la jambe sur la cuisse et antérieure de la cuisse sur le bassin,

mais par une oscillation de toute la partie du corps opposée au membre de progression, lequel décrit extérieurement un quart de cercle au-dessus du sol pour se porter en avant. Cela ressemble à ce qu'on appelle la démarche en "canard" ou à celle d'un blessé marchant sur une jambe "raide".

On n'observe de petits pas rapides à peu près conformes au schéma de la marche bipède, que lorsque l'Anthropoïde, penché en avant, se porte vers un appui qu'il voit proche (arbre par exemple) et qu'il atteint "de justesse".

L'étude filmée que nous avons faite de la démarche du Gibbon nous a montré que le mode de progression de ce Primate est sensiblement conforme au schéma de la progression bipédale bien que sa morphologie, surtout celle de son bassin et de son pied soit loin, nous l'avons vu, d'être adaptée à ce mode de locomotion.

Nous ne reviendrons pas sur la position des bras, qui s'explique beaucoup plus par la gêne causée par les dimensions de ceux-ci que par la recherche, anthropomorphiquement interprétée, d'un équilibre par "balancier". Du reste la position des bras la plus communément décrite est celle qui est surtout adoptée par Hylobates concolor, espèce pourvue des bras les plus longs et beaucoup plus vulgarisée dans nos pays que les autres groupes, notamment Hylobates lar .

Les images montrent :

La marche bipède du Gibbon (Photo. P. Grapin)

- que la "foulée" du Gibbon est à peu près égale à la longueur de sa cuisse, c'est à dire que son pas normal correspond proportionnellement à celui d'un homme marchant à grandes enjambées ;

- que malgrè son talon de longeur réduite, la faiblesse des muscles postérieurs de sa jambe (jumeau et soléaire notamment) et surtout la très grande échancrure de son gros orteil [1], toutes les opérations complexes et antagonistes de la flexion et de l'extension appartenant au schéma de la locomotion bipédale se retrouvent dans sa démarche, à cette différence près qu'il utilise plus que l'Homme la flexion antérieure de ses cuisses (relativement fortes) sur le bassin (c'est sans doute ce qui lui fait faire des pas relativement plus grands).

---

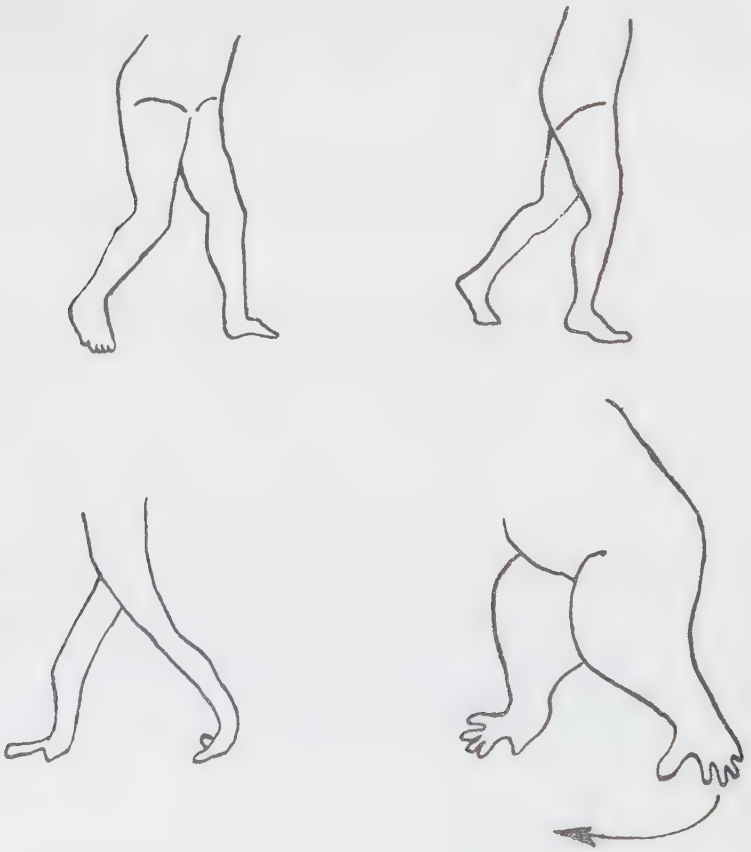
1. Il n'y a pas de fléchisseur distinct pour ce doigt, à la différence de ce qui existe chez l'Homme

- L'appui du gros orteil lui fait entièrement défaut en raison de la place de celui-ci et de sa musculature presque exclusivement adductrice-abductrice ; ce doigt est très loin d'avoir l'adaptation à la marche terrestre de celui du Gorille de montagne notamment et à fortiori de l'Homme, chez qui il est réuni aux quatre orteils par le ligament transversal et fortement musculairisé pour la flexion et l'extension.

Dans sa marche l'Hylobate a tendance à tourner la pointe de son pied en-dehors, mais cette orientation se rencontre souvent chez l'Homme.

Le Gibbon ne semble pas non plus capable de vraie course, analogue à celle de l'Homme, mais seulement d'une sorte de trot qui peut être très rapide.

La course humaine, en effet, qui suppose une grande extension postérieure de la cuisse et de la jambe étendues, n'est guère compatible avec la faible musculature postérieure du membre inférieur du Gibbon, et de son manque quasi-total de muscle fessier.



Croquis montrant la démarche de l'Homme, du Gibbon et du Gorille

Nous avons déjà souligné que, contrairement à une assertion courante, le Gibbon est capable de marcher debout en portant un fardeau dans ses deux bras, et au cours d'expériences répétées, nous avons vu Hylobates lar, tenu au bout d'une laisse, se promener en tenant négligemment l'extrémité de celle-ci à deux mains.

Plus encore peut-être que d'autres traits déjà nombreux, la locomotion bipède du Gibbon apparaît donc contradictoire.

S'il n'y avait que des Gibbons fossiles, est-il probable qu'en fonction du seul examen de leur pied, de leur bassin et même de leur rachis, on oserait affirmer qu'ils sont à ce point bipèdes lorsqu'ils sont à terre.?

La plupart de leurs caractères osseux les désignent non seulement pour une évidente brachiation, mais aussi pour une certaine quadrupédie, qu'ils pourraient pratiquer plus facilement que les autres anthropoïdes puisqu'ils peuvent poser leur main, tout entière en extension, à plat sur sol, ce que les Ponginae ne peuvent faire.

Et cependant, c'est la bipédie qu'ils adoptent spontanément et ils y font de rapides progrès pour peu que les circonstances les y incitent. Sans doute, lorsqu'ils avancent lentement du moins, donnent-ils incontestablement l'impression que la marche verticale leur fait "mal aux pieds", il n'est que plus surprenant qu'ils l'utilisent couramment.

Telle est, avec le chant exécuté sans disposition phonatoire particulière la contradiction principale qui confère à l'Hylobate tout son captivant intérêt.

Mais cette contradiction peut n'être qu'apparente et le raisonnement relationnel permet peut être de la résoudre au moyen du cheminement méthodique qui lui est propre, c'est à dire en faisant varier "l'intensité" par la conjugaison de plus nombreuses composantes, afin que la contradiction se mue éventuellement en opposition-composition et qu'apparaisse ainsi une relation.

C'est ce que nous allons tenter d'esquisser pour terminer.

CONCLUSION

Il reste à tirer la conclusion objective de cette étude en intégrant simplement les diverses constatations partielles faites en chemin.

On a vu que le Gibbon représente un curieux assemblage de caractères presque hétéroclites, les uns évolués, les autres archaïques, les uns hominoïdes, les autres pongoïdes, d'autres simioïdes voire lémuroïdes, à côté d'un certain nombre qui lui sont propres..

D'après les traits sélectionnés par Arthur Keith, c'est parmi les Primates supérieurs au Chimpanzé que le Gibbon ressemblerait le plus (93) puis à l'Homme (84) puis à l'Orang (74) puis au Gorille (56).

Mais d'après cet auteur, c'est le même Chimpanzé qui ressemble le plus à l'Homme...

De fait, on ne saurait nier que des similitudes nombreuses et parfois étonnantes rapprochent Hylobates et Homo, similitudes concernant notamment :

- le crâne (importance du frontal et du neurocrâne par rapport à la face et de la capacité crânienne relativement au poids du corps etc ...)

- le tronc (élargissement transversal du thorax, clavicules longues et droites, importance relative du rachis lombaire et orientation de ses apophyses épineuses, etc ...)

- les membres (index aussi long - ou plus long - que le quatrième doigt, dimension relative de la rotule , ' longueur de la cuisse et de la jambe).

De même pour l'ordre d'éruption des dents de lait, l'atrophie fréquente de la troisième molaire, l'implantation des incisives inférieures, la possibilité d'extension complète du genou , la conformation du foie, l'absence quasi-complète de dimorphisme sexuel secondaire, les organes génitaux femelles externes, l'absence d'oestrus marqué, le poids relatif des testicules, l'inaptitude à la natation spontanée, l'aptitude au chant et surtout à la bipédie ...).

Ces ressemblances s'accroissent en nombre si l'on fait appel à l'embryologie comparée (dimensions relatives du pied et écartement de l'hallux chez le foetus humain de 3 semaines, liberté de l'os central du carpe chez ce foetus aux 2e et 3e mois, longueur relative du membre supérieur), où à la paléontologie (ordre de grandeur relative des molaires et fémur du Pithécanthrope, forme de la mâchoire de Mauer et notamment de son échancrure sigmoïde .....)

On ne saurait s'étonner dans ces conditions que de nombreux auteurs (Dubois, Smith Woodwards, Boule, Pelgrin, Lenoir ...) aient conclu avec enthousiasme à une proche parenté de l'Homme et du Gibbon.

Du reste, Haeckel n'avait-il pas proposé d'appeler Prothylobates le prédécesseur supposé du Pithécanthrope et Marcellin Boule ne voyait-il pas en celui-ci un "Gibbon géant"?

Pourtant toutes ces indéniables ressemblances ne peuvent faire oublier des dissemblances au moins aussi nombreuses.

Le Gibbon se rapproche en effet des Ponginae par un ensemble important de caractères, et si certains d'entre eux n'éloignent guère ces Primates de l'Homme (élargissement transversal du thorax, forme et dimensions de l'appendice, viscères thoraciques et abdominaux, composition du sang) d'autres sont nettement distinctifs (aspect général de la denture, première prémolaire in-

férieure sectoriale, aspect général de la colonne vertébrale, sacrum et ceinture pelvienne, rythme de croissance relative de. membres.)

Non moins nombreux sont les traits communs au Gibbon et aux Singes voire aux Prosimiens, (insertion du frontal, grandes orbites, absence de sinus frontal, orifice nasal effilé vers le bas, hauteur relative de l'astragale, fissuration de l'encéphale, fossa subarcuata, mode d'insertion du muscle ischio-condylien, syndactylie, ongles carénés, petites callosités fessières, os central du carpe libre tardivement, [1] densité du pelage, non construction de nid, possibilités d'apprentissage réduites ...)

Enfin le Gibbon possède aussi en propre un nombre non-négligeable de caractères (canines supérieures en sabre, grande échancrure du pouce et de l'Hallux, gracilité des os, forme générale de la mandibule, ordre d'importance relative des molaires, extrême brachiation, mode de vie socio-familiale ...) Il faudrait ajouter sa très grande variabilité individuelle, trait que l'on trouve aussi chez les autres Primates supérieurs, mais à un moindre degré.

Entre ces similitudes et ces disparités le choix est difficile à faire objectivement, car l'importance doit intervenir à côté du nombre et la simple addition arithmétique ne saurait être décisive. :

- or selon qu'on accordera par exemple plus d'importance à la denture et à la ceinture pelvienne, aux dimensions des orbites et à certaines particularités de l'encéphale, au thorax et au mode de locomotion, le choix ne sera pas le même ...

Pour tenter néanmoins de fonder une opinion, il peut être utile de voir si l'apparente contradiction de tous ces traits bio-éthologiques n'a pas elle-même un sens, qui permettrait à ceux-ci de s'ordonner, de se composer tout en s'opposant, comme ils se composent en fait dans la réalité

---

1 Ces deux particularités se retrouvent parfois chez les trois grands Anthropoïdes.

d'une forme vivante.

A cette fin, il est nécessaire de se demander s'il n'existe pas de dominantes parmi toutes les données recueillies, quelles qu'elles soient.

En ce qui concerne la paléontologie tout d'abord, il est frappant de constater :

que dans le "champ morphogénétique protacatarhinien" les marques hylobatoïdes sont nombreuses et que ce fait se manifeste non seulement par la fréquence de l'élément "hylo" inclus dans les qualifications taximoniques des auteurs (Prothylobate de Haeckel, Pliohylobates de Dubois, Prohylobates de Fourteau, Hylopithecus découvert dans l'horizon de Nagri ...) mais aussi par l'appartenance aux Hylobatinae (discutée par certains mais admise par beaucoup d'autres) de formes importantes telles que Propliopithecus haeckeli de l'oligocène inférieur, des nombreux Pliopithecus qui s'étagent du miocène au pliocène, avec des formes voisines telles que Païdopithex (initialement appelé Pliohylobates par Dubois), Epipliopithecus, Limnopithécus legêtet et macinnesi ... Même des formes rangées parmi les Ponginae, telles que Proconsul, Sivapithecus et les Dryopithéciens présentent avec les Hylobatinae des ressemblances notables, et G.G. Simpson les range (avec du reste Hylopithecus) 1945 dans une même sous-famille qui n'est à ses yeux qu' "un groupe hétérogène représentant une phase de l'évolution des Primates plutôt qu'un phylum particulier avec ses branches".

Une seconde constatation est que dans toutes les comparaisons minutieuses faites entre ces formes d'une part et les Hylobatinae d'autre part, celles-là sont toutes notées comme ostéologiquement plus robustes, alors qu'il s'agit pourtant de formes ancestrales donc en principe plus petites : tel est notamment le cas pour la mandibule de Propliopithecus.

Une troisième constatation se rapporte au fait que toutes ces formes d'Anthropomorphes présentent en association étroite quoique variable, des traits de Cynomorphes (Macaques, Semnopithèques, Colobes...), d'Hylobatinae, de Ponginae voire d'Homininae et de Prosimiens.

Or tel est précisément le cas du Gibbon : le nombre de ses caractères archaïques, sa ressemblance avec des formes très anciennes, ressemblance qui tient non seulement à certains traits précis mais au mélange-même de divers traits, plaident fortement en faveur de la divergence très lointaine de sa forme ancestrale.

En outre, et pour les mêmes raisons, hormis une adaptation secondaire portant essentiellement sur l'extrême brachiation, il est fort probable que cette forme ancestrale ne différait guère des formes actuelles.

Enfin, nous avons vu que des raisons géologiques et des raisons éthologiques (forte stimulation solaire attestée par le "chant matinal") faisaient penser valablement que la forme hylobatoïde originelle avait migré en bloc vers l'est dès l'Eocène, et que depuis cette époque, elle n'avait plus d'ascendants directs en Europe ni en Afrique.

Il semble donc que l'intérêt principal du Gibbon réside dans le fait que cet anthropomorphe est un témoin vivant d'une époque très reculée mais particulièrement importante de la phylogénie des Primates.

On sait que les auteurs se répartissent selon Schultz en trois groupes : ceux qui comme Winge, Pilgrim, et Werth considèrent que le Gibbon voisine avec l'Homme face aux trois grands Anthropoïdes,

ceux qui, comme Schwalbe, Sonntag, Elliot Smith, Weinert estiment que l'Homme et les deux Anthropoïdes africains ont divergé d'une forme ancestrale commune longtemps après que les Gibbons aient commencé leur évolution distincte,

d'autres enfin tels Keith, Osborn, Le Gros Clark et Schultz sont d'avis que les Hylobatinae et l'Homme se sont séparés du tronc commun des Primates supérieurs à peu près simultanément

et certainement avant que les trois grands Anthropoïdes n'aient commencé à se différencier.

En fonction de tout ce qui vient d'être dit, il semble qu'on puisse être d'une opinion voisine, quoique un peu différente, surtout par ses motifs.

Nous avons souligné en effet que le Gibbon est avant tout un <u>témoin</u>, mais il nous semble que son précieux témoignage est double :

- si l'on considère les clivages phylogéniques dans la perspective relationnelle, c'est à dire s'opérant selon la loi des "contraires", (distincts des contradictoires), on voit que l'Hylobate atteste l'ancienneté de la séparation réalisée entre Cynomorphes et Anthropomorphes sur la base de l'opposition entre les formes quadrupèdes et caudées de Catarhiniens, et les formes acaudales aptes aux trois modes de locomotion : quadrupédie, brachiation, bipédie, ce dernier mode étant le plus radicalement opposé à la présence d'un appendice caudal.

Cela correspond à la très grande plasticité du premier stock anthropomorphe et au foisonnement de ses formes, dont les caractères, dentaires notamment, s'entre-croisent comme à plaisir pour dérouter la sagacité des chercheurs, résultat génétique d'hybridations sans doute d'autant plus nombreuses et d'autant plus possibles que les formes étaient plus proches de leur commune souche originelle. Cela fait dire à E.L. Boné (1960) "Tout ceci suggère la superposition d'un pattern évolutif hylobatiné sur une architecture catarhinienne encore nettement décelable, proprement quadrupède", formule que sa généralité-même prémunit sans doute contre l'inexactitude.

Mais si l'on peut envisager un aspect "marginal" de l'évolution où toutes résurgences et tous progrès peuvent être vus comme le jeu des lois génétiques monofactorielles et polyfactorielles (dominance-récessivité, etc ...) on ne peut tout expliquer par la génétique, sous peine d'être amené à expliquer la génétique elle-même.

A côté de cette évolution marginale l'attitude relationnelle invite à faire place aussi à une évolution "axiale", plus dynamiquement originale, mais obéissant également bien entendu à la loi dynamique générale d'opposition-composition (ou relation).

Dans cette optique, on peut penser que la séparation du tronc des Anthropomorphes fraîchement différenciés se soit effectuée le plus précocement pour les formes ayant recueilli le plus d'opposition à la souche précédente, c'est à dire à la quadrupédie.

Nous avons vu en outre que les Hylobatinae, malgrè leurs grandes orbites indiquant leur parenté encore toute proche avec une forme prosimienne probablement de moeurs nocturnes, avaient "opté" au contraire pour une stimulation très solaire, ce qui avait sans doute doublé la force de leur divergence et pouvait expliquer qu'ils nous arrivent presque que tels quels du fond des âges. Cela expliquerait aussi que chez eux la bipédie, comme la brachiation, opposée à la quadrupédie, ait gardé ce caractère de tendance instinctive, demeurée fondamentale et spontanée bien qu'ils n'y soient guère morphologiquement adaptés et que leur gracilité les ait finalement installés dans la brachiation vers laquelle s'est orientée toute leur adaptation secondaire.

- Car tel est semble-t-il le second témoignage qu'apportent les Gibbons : ils attestent non seulement l'ancienneté de la bipédie, mais aussi la force de cette aptitude qui, lorsqu'elle existe, se passe presque d'un appareillage morphologique spécialisé, comme si elle constituait une réalité en soi, une propension originale tirant son intensité de sa co-implication étroite avec la grande tendance qui sous-tend l'évolution des êtres vivants et qu'on pourrait appeler la tendance à l'affranchissement, c'est à dire à la "relationalisation".

Celle-ci est réellement la tendance axiale de l'évolution qui est parcourue par d'autres grandes ondes interférentes, "longitudinales" ou "transversales", telles que la cérébralisation, la transformation odontologique, le nanisme, le gigantisme .....

Quelle est alors la place du Gibbon parmi les Primates Supérieurs ?

L'écologie et divers autres traits incitent à le classer parmi les Pongidae, mais tout dépend évidemment de l'importance relative que l'on attache aux différents caractères.

A la vérité, ce qui rend sa classification malaisée, c'est une question d'époque et, si l'on peut dire, de nature du message apporté.

Si l'on pense qu'Hylobates constitue la preuve d'un clivage tri-partite presque simultané du rameau des Anthropomorphes, alors c'est au niveau de la super-famille qu'il faut le classer taxinomiquement et admettre les Hylobatoïdea à côté des Hominoïdea et des Pongoïdea, solution qui pourra paraître outrancière.

Quoi qu'il en soit, ces trois groupes représentent chacun à sa manière une tentative vers la bipédie complète, si riche de co-implications bio-dynamiques.

On peut se représenter ces groupes comme les trois suraccentuations correspondant aux trois feuillets de l'embryon, (ectoderme, mésoderme, endoderme) qui servent à la classification bio-typologique sheldonienne :

la tentative Hylobatoïde, la première en date sans doute, correspond au type ectomorphe, remarquable par sa gracilité, son élongation générale qui l'ont fait dévier tout naturellement vers la brachiation arboricole. Cette tentative a échoué.

La tentative Pongoïde, la plus tardive probablement car elle correspondrait sans doute au groupe initialement le plus indifférencié, où la dominante était mésomorphe, c'est à dire celle de la robustesse, de la prolifération des tissus osseux et musculaires. Celle-là non plus n'a pas réussi car le poids d'un thorax massif, portant le plus souvent treize paires de côtes, d'une pachyostose parfois exubérante de la face et du crâne, ont fait littéralement "retomber" les Pongoïdes à quatre pattes , (tout en leur laissant des séquelles variables des deux autres modes de locomotion), ce qui est attesté par la façon infirme qui leur est propre, de s'appuyer gauchement sur les phalanges repliées de leurs membres antérieurs, attitude très peu fonctionnelle .....

Enfin, la tentative hominoïde,probablement contemporaine de la première, contenait

en elle le germe de la réussite : elle représente la composante endomorphique, à la peau fine, aux formes plus lisses et plus arrondies, à l'ostéo-musculature moyenne : n'est-il pas connu que le petit humain est le plus potelé de tous les primates supérieurs et la courbe comparée des poids qui s'inverse pour l'Homme et le Chimpanzé, du premier âge à l'âge adulte, est significative à cet égard.

Il ne fallait ni trop de gracilité ni trop d'ostéo-musculârité pour qu'émergeât une bipédie complète pouvant actualiser toutes ses potentialités, notamment, comme nous avons essayé de le démontrer dans un autre ouvrage, celle qu'impliquait une jonction féconde de l'ontogenèse et de la phylogenèse, réalisée dans la gestation menée à bonne fin dans ces conditions.

Plus encore que l'envol proprement dit, l'attitude terrestre droite représente une constante victoire sur la pesanteur, cet attribut le plus typique de la matière brute. A ce titre, il peut sembler normal que sa virtualité novatrice ait été grande et que non seulement elle ait contenu en puissance le perfectionnement de l'outil et du langage, (déjà après tout largement présents, au moins en germe, dans l'animalité,) mais aussi et surtout qu'elle aille de pair, qu'elle soit en co-implication dynamique ou pour tout dire, en relation, avec un psychisme qualitativement autre.

Si cette hypothèse était vraie, la réalité biologique profonde recèlerait là encore, un très bel enseignement.

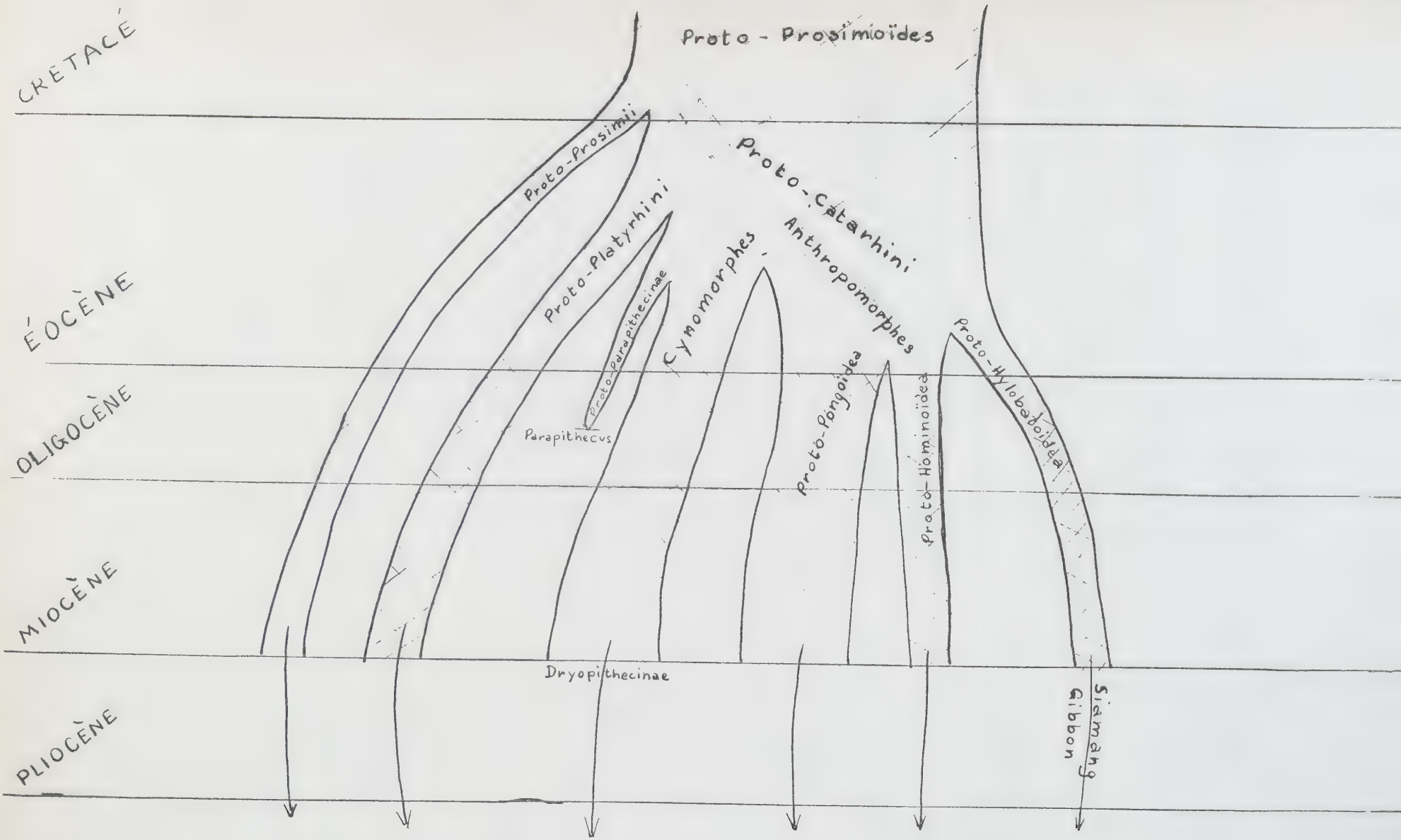


Schéma relationnel hypothétique de l'évolution des Primat

BIBLIOGRAPHIE

ALIMEN (H.), 1962 - "Les origines de l'Homme" Paris, Fayard, Bilan de la Science.

ALIMEN (H.), et GOUSTARD (M.), 1962 - "Le développement de l'intelligence et les structures paléo-psychologiques". Bull. Soc. Préh. Fr., LIX, n° 5-6, 389-406.

ALTMANN (S.A.), 1962 - "The social behavior of anthropoid primates : an analysis of some recent concepts". In "The roots of behavior" (Ed. E.L. Bliss). Harper, N.Y.

ANDREW (R.J.), 1962 - "Evolution of intelligence and vocal mimicking". Science, 21 Août, 137, n° 3530 - 1963 - "The displays of the primates". In Evolutionary and Genetic Biology, the Primates (Ed. J. Buettner Janusch). Academic Press N.Y.

1963 - "The origin and evolution of the calls and facial expressions of the primates". Behaviour, 20, part 1-2, 1-110.

1963 - "Trends apparent in the evolution of vocalization in the old world monkeys and apes". In "The Primates". Symp. Zool. Soc. London. J. Napier et N.A. Barricot Ed. Academic Press, London.

ANTHONY (J.), 1946 - "Morphologie du cerveau des singes platyrhiniens". Annales des Sci. Nat. 2° série, T. VIII P. 1-150.

1960 - "Anatomie dentaire comparée". Paris, Hermant.

1951 - "Existe-t-il un moyen anatomique satisfaisant d'exprimer le degré d'organisation cérébrale des mammifères", Mammalia, 53-68, 124-135.

ANTHONY (R.), 1913 - "L'homme fossile de la Quina. L'encéphale des anthropoïdes". Bull. et Mém. de la Soc. d'Anthro. de Paris T. IV, p. 132.

ARAMBOURG (C.), 1948 - "La Genèse de l'humanité". Paris, P.U.F.

ASHTON (E.H.) et OXNARD (C.E.), 1964 - "Functional adaptation in the Primate shoulder Girdle". Proc. Zool. Soc. London, 142, 1, pp. 49-65

1964 - "Locomotion patterns in Primates". Proc. Zool. Soc. London, 142, 1, pp. 1-25

BARTH (F.), 1950 - "On the relationship of early primates". Amer. Journal of Physical Anthropology, 8, 1, p. 139 et s.

BENDER (M.A.) et CHU (E.H.Y.), 1961 - "Chromosome cytology and evolution in primates : study of chromosomes adds to our knowledge of evolutionary relationship among primates". Science, 133 (3462), 1399-1425.

1963 - "The chromosomes of Primates - in "Evolutionary and genetic biology of Primates". Academic Press 261-308.

BENDER (M.A.) et METTLER (L.E.) , - "Chromosome studies of Primates". Science, 128, 186, 190.

BERNSTEIN (J.S.) et SCHUSTERMANN (R.J.) ,
1964 - "Orange Park Florida. The Activity of Gibbons in a social group". Folia Primatologica. Vol. 2 n° 3.

BERKSON (G.) , 1962 - "Food motivation and delayed response in Gibbons". J. comp. Physiol. Psychol., 55 n° 61, p. 1040-1043.

BIBLIOTHECA PRIMATOLOGICA, 1962 - Volume jubilaire Adolph Hans Schultz, à l'occasion de son 70° anniversaire. Bâle, N.Y., Karger

BISCHOFF (T.) , 1870 - "Beiträge zur Anatomie des Hylobates leuciscus". Ab. d.k. Akad. d. Wiss. Cl. 11, 10, p. 199-197.

BISHOP (A.) , 1962 - "Use of the hand in lower primates," in "Evolutionary and genetic biology of the primates". Ed. J. Buettner-Janusch. Academic Press, N.Y.

1962 - "Control of the hand in lower Primates". In "The Relatives of man". J. Buettner-Janusch, ed. Ann. N.Y. Acad. 3 c . 316-337.

BISHOP (G.H.) , 1961 - "The organisation of cortex with aspect to its afferent supply in current problems in Electrobiology". (Ed. D. Purpura) . Ann. N.Y. Acad. Sci. 94,559-564.

BLAINVILLE (H.M. DUCROTAY de) ,
1837 - "Rapport sur la découverte de plusieurs ossements de fossiles de Quadrumanes dans le dépôt tertiaire de Sansan". C.R. Acad. Sc. Paris, 4.

BLOCH (A.) , 1900 - "La bipédie chez les anthropomorphes". Bull. et Mém. de la Soc. d'Anthro. de Paris, T. II. p. 233.

BOLWIG (N.) 1959 - "Observation and thoughts on the evolution of facial mimic". Koldoe, n° 2, 60-69.

1959 - "A study of the nests built by mountain gorilla and chimpanzees". S. Afr. J. S.C. 55, 286,291.

BONE (E.L.) , 1960 - "L'Onde évolutive des Anthropoïdes catarhiniens durant le cénozoïque z.f. Morph. u. Anthrop., 50, n° 3.

BONIN (G. von) , - "Brain weight and body weight in Mammals". J. Genet. Psychology 16, 378,389.

BOTAR (Y.) , 1932 - "Le système sympathique des anthropoïdes". Bull. et Mém. de la Soc. d'Anthro. de Paris. T III, p. 168.

BOTEZ (I.G.) , 1926 - "Etude morphologique et morphogénétique du squelette du bras et de l'avant-bras chez les Primates". Arch. morph. gén. exp., 24.

BOULE (M.) et PIVETEAU (J.) - "Les fossiles", Paris, Masson.

BOULE (M.) et VALLOIS (Henri V.) 1946 et s. - "Les hommes fossiles". Paris, Masson.

BOURLIERE (F.), 1952 - "Quelques remarques sur l'Ecologie comparée des Primates". Biologie Médicale, 11, 507-521.

1961 - "Patterns of social grouping among wild primates". Viking Fund Publ. Anthrop., 31, 1-10.

BOURRET (L.), 1946 - "Les mammifères d'Indochine. Les Gibbons". N.Y. Review 1946, p. 1-41, Mammalia, Paris, 1946, 10, 34, p. 155.

BOUTAN (L.), 1913 - "Le pseudo-langage. Observations effectuées sur un anthropoïde : le Gibbon (Hylobates leucogenys Ogilby)". Act. Soc. linn. Bordeaux, 67, 5-80.

BOYDEN (A.A.), 1958 - "Comparative serology, aims, methods and results, in serological and biochemical comparisons of proteins". (Ed. W. Cole), Rutgers Univ. Press. New-Brunswick.

BRUHN (J.M.), 1934 - "The respiratory metabolism of infrahuman primates." Amer. Journ. Physiol. 110 (2) : 477-684.

BUETTNER-JANUSCH (J.), 1962 - "Antihuman sera and primate erythrocytes". In "Blood groups in Infrahuman species". Ann. N.Y. Acad. Sci., 97 (1), 9-14 ; "Biochemical genetics of the primates. Hemoglobins and transferrins". Ann. N.Y. Acad. Sci., 102, 235-248.

1963-1964 - "Evolutionary and Genetical Biology of Primates". Acad. Press N.Y. London.

CANN Mc (C.), 1933 - "Notes on the colouration and habits of the white-browed gibbon or hoolock". Journal of the Bombay Natural History Society, 36, 395-405.

CANDLER (G.), 1903 - "Notes on the Hoolock" Proc. zool. Soc. Lond. p. 187-190.

CARPENTER (C.R.), 1934 - "A field study of the behaviour and social relations of howling monkeys". Comp. Psychol. Monogr, 10, 1-168.

1940 - "A field study in Siam of the behaviour and social relations of the Gibbon (Hylobates lar)". Comp. Psychol. Monog. 16 (5) 1-212.

1941 - "The menstrual cycle and body temperature in two gibbons (Hylobates lar)". Anat. Rec. 79 (3) : 291-296.

1952 - "Social behaviour of non human primates. Structure et physiologie des sociétés animales". Colloques internationaux du C.N.R.S., 34, 227-246.

CASPARI (E.W.), 1962 - In G.L. WASHBURN "Social life of Early Man". Methuen and C°, London.

CIARELLI (B), 1958 - "Tavole chromosomiche dei Primati". Caryologia, 11, 99-104.

CHACKO (L.W.), 1955 - "The lateral geniculate body in Gibbon (Hylobates hoolock)". Journ. Anat. Soc. India 4 (1) : 69-81.

CUVIER (G.), 1845 - "Leçons d'Anatomie comparée". 2° éd. Paris, Masson.

DANDELOT (P.), 1960 - "Les Gibbons". Science et Nature, 3-12.

DAVIS (P.R.) et NAPIER (J.), 1963 - A Reconstruction of the Skull of Proconsul africanus (R.S. 51). Folia Primatologica, vol. 1, n° 1.

DECHAMBRE (E.), 1948 - Relations entre l'adaptation physiologique et la morphologie chez quelques mammifères domestiques et sauvages. Mem. Mus. Hist. Nat, nouvelle série T. 26.

DECHASEAUX (C.), 1961 - Migrations des mammifères. In PIVETEAU (J.) Traité de Paléontologie t. VI, 1.

DEHAUT (E.G.), 1946 - Manifestations archétypiques - Bull. Mus. His. Nat. Paris, (2) 186 : 471-472.

DEPERET (Ch.), 1926 - Les singes fossiles du Pliocène de France, Madrid, Congr. géol. Int.

DELACOUR (J.), 1933 - "The Indochinese Gibbons". Journal of Mammalogy, 14, 71-72.

1934 - "Les Gibbons indochinois". Terre et Vie, 4 : 1-12.

1940 - "Liste provisoire des Mammifères de l'Indochine française", Mammalia, IV, 3-4.

1942 - "Gibbons. The smallest apes". Bull. N.Y. Zool. Soc. (now animal kingdom) 45 : 35-39.

1951 - "La systématique des Gibbons indochinois". Mammalia 15, n° 1-2, 118-123.

1961 - "Gibbons at liberty" Zool. Gart. Lepz. N.F. 26, 96-99.

DELATTRE (A.), 1951 - "Du crâne animal au crâne humain". Paris, Masson.

DELATTRE (A.), FENART (R.), DARRAS (P.), BECART (P.), et PELLERIN (P.),

1964 - "Position vestibulaire du point z de Klaatsch au cours de quelques ontogenèses crâniennes comparées". Bull. et Mém. de la Soc. d'Anthro. de Paris, T. VI, n° 3.

DELMAS (A.), 1958 - "L'acquisition de la station érigée". Coll. Intern. du C.N.R.S. Sciences humaines.

DEMPSEY (E.W.), 1940 - "The structure of the reproductive tract in the female Gibbon" Amer. Journ. Anat. 67 (2) : 229-249.

DE SNOO (K.), 1941 - "Das Problem der Menschwerdung". Utrecht, Iéna.

DOUGLAS (J.W.B.) et WHITTY (C.W.M.),

1939 - "Neural and physiological mechanism in primate behaviour". Bull. Anim. Behaviour (London) 1 (2) : 29-32

DUNLOP (S.W.C.), 1960 - "Coloration of Malayan Gibbons", Malay nat. J. 14 : 139-140.

EISELEY (L.C.), 1944 - "Apes almost men". Prairie Schooner. Univ. Nebraska Press 18 (3) : 170-176.

FEREMBACH (D.), 1956 - "Constantes crâniennes, brachycrânie et architecture crânienne" Bull. et Mém. de la Soc. d'Anthro. de Paris, T. VII, x° s., n° 1-2, pp. 1-132.

1958 - "Les Limnopithèques du Kenya". Ann. Pal., XLIV.

FOLNANDER (E.C.), 1955 - "Mammal notes from Pahang-Malay". Nat. J. 10, 83-85.

FOLIA PRIMATOLOGICA, 1963 - Bâle, N.Y. Karger.

FORSTER (A.), 1928 - "Le calcanéum dans la série des Mammifères et chez l'Homme. Etude de la statique et de la dynamique du pied". Arch. Anat. Histol. et Embryol., 10, 5-8, 271-325.

FOURTEAU (R.), 1920 - "Contribution à l'étude des vertébrés miocènes de l'Egypte". Le Caire, Survey dep.

FRIANT (N.), 1940 - "Nouvelle interprétation de la morphologie de l'insula humaine. Conclusions d'un ensemble de recherches sur le territoire néopalléal operculisé des mammifères et en particulier, des primates". Bull. Mus. Nation. Hist. Nat. 12 : 195-233.

FRISCH (J.) 1960 - "La variabilité dentaire dans une population de Gibbons (Hylobates lar)". 6° Congrès Intern. des Sciences Anthropologiques et Ethnologiques, Paris éd. 1962.

GABIS (R.V.), 1960 - "Les os des membres des singes cynomorphes". Mammalia, 24, n° 4.

GALAMBOS (R.), 1960 - "Studies of the auditory system with implanted electrodes in neural mechanism of the auditory and vestibular systems". Publié sous la direction de G.L. Rasmussen et W.F. Windle, C.C. Thomas, Springfield.

GALT (W.E.), 1939 - "The capacity of the rhesus and cebus monkey and the gibbon to acquire differential response to complexe visual stimuli". Genet. Psychol. Monog. 21 : 387-457.

GAZIN (C.L.), 1958 - "A Review of the middle and upper eocene Primates of North America". Smiths. Misc. Coll., 136, n° 1.

GARDNER (E.), 1950 - Review of C.J. Connolly's "External morphology of the Primate Brain". Amer. J. of Phys. Anthrop. 8, 1, march 1950 p. 516 et s.

GENET-VARCIN (E.), 1963 - "Les singes actuels et fossiles". N. Boubée, Paris 240 p.

1962 - "Evolution de la couronne de la seconde prémolaire inférieure chez les Hominidés". Ann. de Paléont., Paris, Masson.

GOODMANN (M.), 1962 - "Species differences in the distribution of transferrin phenotypes in macaques and other higher primates". In Proc. of the 13 th annual meeting of the Americ. Assoc. of Physical Anthropologists, Colombus, Ohio, May. 1964, Amer. Journ. Phys. Anthrop., 20, (1), 68.

GOUSTARD (M.), - "La structure sociale d'une colonie de Macaca irus". Ann. Sc. Nat. Zool., 12° série, fasc. 2, 297-322.

1964 - "Introduction à l'étude de la communication vocale chez Macaca irus". Ann. Sci. Nat., 1ère sér., fasc. 4, 707-748.

1964 - "Introduction à l'étude du chant naturel d'Hylobates concolor gabriellae". Ann. Sc. Nat. (sous presse).

GOUSTARD (M.) et GRAPIN (P.),

1964 - "Quelques acquisitions récentes en Primatologie". L'année Biologique - Nov. déc. 1964, T. III, fasc. 11-12, p. 495-543.

GRANDIDIER (G.), 1900 - "Description de l'Archeolemur robustus". Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, VI°.

GRAPIN (P.), 1954 - "Anthropogenèse et criminalité". Paris, Legrand, 238 p.

1957 - "Anthropogenèse et relation". In L'évolution humaine. Flammarion, Paris.

1963 - In "Adaptation et Agressivité" (à paraître).

GRASSÉ (P.-P.), 1940 - "Adaptation et Evolution". Presse Médicale, Paris, Masson.

1950 - "Les mécanismes de l'évolution". in Paléontologie et Transformisme, Paris, Albin Michel.

1951 - "Les problèmes de l'Evolution". in "Somme de Médecine contemporaine", T.I. Paris.

1952 - "Le fait social. In "Structure et Physiologie des sociétés animales". Colloques intern. C.N.R.S.

1955 - "Traité de Zoologie" XVII, II, Paris, Masson.

1960 - "Lamarck, Wallace et Darwin" in Revue d'Histoire des Sciences. P.U.F., T. III, n° 1, p. 73-79.

GRAY (A.P.), 1954 - "Mammalian hybrids". A check list with bibliography. Tech. Comm. n° 10, Commonwealth Agricultural Bureau, Farnham, Royal, England.

GREEN (J.D.), 1958 - "The rhinencephalon and behaviour". In Neurological Basis of Behaviour, Brown et C°, Boston.

GREGORY (W.K.), 1916 - "Studies on the evolution of the Primates". Parts I et II. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 35

GREGORY (W.K.), HELLMAN (M.), et LEWIS (G.B.), 1938 - "Fossil Anthropoids of the Yale-Cambridge Indian Expedition of 1935". Washington, Carnegie Institution.

HARLOW (H.F.), 1951 - "Primates learning". Comp. Psychology (3° éd.) C.P. Stone, éd.

1958 - "The evolution of learning". In "Behaviour and Evolution". Publié sous la direction de A. Roe et G.G. Simpson. Yale Univ. Press, 269-290.

1960 - "The central nervous system and behaviour".

HARLOW (H.F.) et COOPER (L.R.),
1961 - "Note on a cebus monkey's use of a stick as a weapon". Psychol. 8, 418.

HARISSON (G.A.), WEINER (J.S.), TANNER (J.M.) et BARNICOT (N.A.),
1964 - "Human Biology, An Introduction to Human Evolution, Variation and Growth". Oxford, Clarendon Press.

HAYES (K.J.) et HAYES (C.),
1951 - "Vocalization and speech in chimpanzees". Psychol. Cinéma Register, State Collège. Pr.

HILL (W.C.O.), 1953 - "Primates Comparative anatomy and taxinomy". Edingburgh, Univ. Press.

HILL (W.C.O) et KANAGASUNTHERAM (R.),
1959 - "The male reproductive organs in certain gibbons (Hylobatidae)". Amer. J. Phys. Anthrop. N.S. 17, 227-241.

HINES (M.), 1943 - "Control of movements by the cerebral cortex in primates". Biol. Rev. 18 (1) : 1-31.

HOFER (H.), SCHULTZ (A.H.) et STARCK (D.),
1956 - Primatologia. Bâle, New-York, Karger.

HOOIJER (D.), 1949 - "Some notes on the Gigantopithecus question". Amer. Journ. Phys. Anthro, T. VII, n° 1.

1960 - "Quaternary gibbons from the Malay Archipelago". Zool. Verh., Leiden, n° 46, 1-42.

HOOTON (E.A.), 1940 - "Why men behave like apes and vice versa". Princeton : Princeton U. Press.

1946 - "Up from the ape". 2 nd. éd., N.Y. : Macmillan C°.

HRDLICKA (A.), 1940 - "Locomotion in Gibbon". Ame. J. Phys. Anthrop. Vol. 27, p. 451.

1925 - "Weight of the brain and the internal organs in american monkeys with data on brain weight in other apes". Amer. J. of Physical Anthrop., 8, 201-211.

HÜRZELER (J.), 1954 - "Contribution à l'odontologie et à la phylogenèse du genre Pliopithecus gervais". Ann. Pal., XL.

1959 - "Les grands chapitres de l'histoire des Primates en Europe. Signification de l'Créopithèque dans la genèse humaine". Paris. Conférences faites à la Sorbonne, ronéogr.

1961 - "Quelques réflexions sur l'histoire des Anthropomorphes". In : Colloques Intern. du C.N.R.S.n° 104. Problèmes actuels de Paléontologie (Evolution des Vertébrés). Paris, 29 mai-3 Juin 1961. Ed. du C.N.R.S. (1962).

IMANISHI (K.), 1960 - "Social organization of subhuman primates in their natural habitus". Current Anthropology, septembre, 393-407.

INSTITUT D'ETUDE DES RELATIONS HUMAINES ,
1957 - "L'Evolution Humaine. Spéciation et Relation". Flammarion.
1959 - "Le Rire, phénomène humain". Flammarion.
ITANI (J.), 1955 - "The social communication and the social life of the japanese monkeys". Genco-seikatu, 44 (en japonais).
ITO (K), 1959 - "Comparative ecology". Iwahami System. Tokio.
JOUFFROY (F.K.), 1959 - "L'indépendance du muscle ischio-condylien chez les gibbons". Bull. Mus. Hist. Nat., 31, n° 330-333.
1959 - "Muscles péroniers des quatrième et cinquième orteil chez les primates". Bull. Mus. Hist. Nat., XXXI, n° 2., p
KAC (A.I.), 1950 - "Eléments de l'activité synthétique chez les singes inférieurs". Diss. (ms) Mosc. Univ.
KAISER (J.H.), 1947 - "Histological appearance of the coiled arterioles of the endometrium of the rhesus monkey, baboon, chimpanzee and gibbon". Anat. Rec., 99 (2) : 199-225.
KÄLIN (J.), 1958-1961 - "Propliopithecus haeckeli schlosser aus dem unteren oligocaen von Aegypten". Quaternaria, V.
1961 [a] -"Sur les Primates de l'Oligocène inférieur d'Egypte (morphologie comparée et interprétation évolutive de Parapithecus fraasi schlosser, Propliopithecus haeckeli schlosser et Moeripithecus markgrafi schlosser)". Ann. Pal., XLVII.
1961 [b] - "Sur les Primates de l'Oligocène inférieur d'Egypte". In : Coll. Intern. du C.N.R.S., n° 104. Problèmes actuels de Paléontologie (Evolution des Vertébrés). Paris, Ed. du C.N.R.S. (1961)
KANAGASUNTHERAM (R.), 1952 - "Observations on the Anatomy of the Hoolock Gibbon". The Ceylan J. of Science, Section G. Anthrop. Vol. V Pt. I : 11-64, Pt II : 69-122.
KAPPERS (C.V.A.), 1926 - "The relative weight of the brain cortex in human races and in some animals and the asymmetry of the hemispheres". J. New. and Ment. Dis. 64.
1947 - "Anatomie comparée du système nerveux central". Paris, Masson.
KAWAI (M.), 1960 - "A field experiment on the process of group formation in the japanese monkey (Macaca fuscata) and the releasing of the group at Ohirayama". J. of Primatology, Primates 2.
KAWAMURA (S.), 1958 - "The preliminary survey on the white-handed gibbon in Thailand". J. Primatology 1 : 157-158.
1961 - "A pilot study on the social life of white-handed gibbons in Northwestern Thailand". In Kiré.T. et Umesao (Eds.) Nature and Life in South-east Asia, Kioto Japan (Fauna and Flora Research Society 1961 p. 159-169.

KEITH (A.), 1896 - "An Introduction to the study of anthropoid Apes". Natural Sc., IX.

KELEMEN (G.), 1949 - "Structure and performance in animal language". Arch. Otolaryng., 50, 740.

KIES (C.H.M.H.) et COLL., 1936 --"Nature protection in the Netherlands Indies". Spec. Publ. Amer. Comm. Internat. Wild Life Protection. 8, 1-73.

KLOSS (C.B.), 1929 - "Some remarks on the Gibbons, with the description of a new subspecies". Proc. Zool. Soc. London, 1, 113-127.

KOENIGSWALD (G.H.R. von), 1952 - "Gigantopithecus blacki, a giant fossil hominoid from the Pleistocène of Southern China". Anthrop. Pap. Amer. Mus. Nat. Hist., 43.

KOHLBRUGGE (J.H.F.,), 1891 - "Versuch einer Anatomie des Genus Hylobates". Zool. Engebnisse im Niederl. Os. Ind. I, pp. 211-354.

KRAMP (V.P.), 1956 - "Serologische Stammbaumforschung". In Primatologia. I. Systematik, Phylogenie, Ontogenie, Ed. H. Hofer, A.H. Schultz et D. Stark S. Karger, Basel.

LADYGUINA-KOHTS (N.), 1956 - "Développement des formes de réflexion dans le processus d'évolution des organismes". Vopr. Filosof., n° 4, 94-103 (en russe).

1958 - "Développement du psychisme dans le processus d'évolution des organismes". Mosc., 239 p. (en russe).

1959 - "Activité relative à la construction et aux outils des singes supérieurs (chimpanzé)". Mosc. Ed. Ac. Sc., SSSR, 399 p.

LANG (E.M.) et SCHENKEL (R.) 1960 - Goma "Développement des prises de contact avec le monde ambiant". Documenta Geigy, Bâle, n° 6.

LAPICQUE (L.), 1898 - "Sur la relation du poids de l'encéphale au poids du corps", C.R. Soc. Biol., Paris.

LEAKEY (L.B.S.), 1961 - "A new lower Pliocene fossil primate from Kenya". Ann. and Mag. Nat. Hist., 4 (47), 688-696.

LE GROS CLARK (W.E.), 1950 - "History of Primates". Londres, Brit. Mus. (Nat. Hist.)

1960 - "The antecedent of Men. An introduction to the evolution of the Primates". Quadrangle Books, Chicago VII, 374 p.

LE GROS CLARK (W.E.) et THOMAS (D.P.),

1951 - "Associated jaws and limb bones of Limnopithecus macinnesi". Brit. Mus. (Nat. Hist.,), Foss. Mamm. of Africa, n° 3.

LENOIR (E.R.), 1926 - "L'Homme et le Gibbon". Rev. Anthropol., 36 (10-12), 426-460.

LEVIN (M.G.) et ALEKSEJEVA (L.W.),

1960 - "Atlantoscapular muscles in primates". Vopros. anthropo. Mosk. n° 1, 81-87.

LÖNNBERG (E.), 1931 - "The homologies of the incisors of the higher Primates in the light of some anomalies in the dentition of Gibbon". Arkis. Zool. (Stockholm) 22 A (2, n° 6) 1-6.

LESSERTISSEUR (J.), 1959 - "Signification de l'épine iliaque antéro-inférieure chez les Primates". Bull. Mus. Hist. Nat., T. XXXI, 2 [illegible] P. 78-79.

1959 - "Le diaphragme dans ses rapports avec l'évolution chez les Primates". Bull. Mus. Hist. Nat. T. XXXI, 2° série, P. 322

MATHIS (M.), 1954 - "Le langage et le dessin chez les singes anthropoïdes". France Médicale, 62, 1711-1712.

MATTHEWS (L.H.), 1946 - "Notes on the genital anatomy and physiology of the Gibbon (Hylobates)."
Proc. Zool. Soc. London, 116 (2) : 339-369.

MEYER-HOLZAPFEL (M.), 1950 - "Beobachtungen über das verhalten einer Gibbon-Familie in zürcher Zoologischen Garten". D. Zool. Garten Leipzig, 17 : 10-27.

1953 - "Lernversuche imt Riegelkasten bei zwei Gibbon". Arc. Néerl. zool. 10, suppl. 2 : 79-91.

MIDLO (C.), et CUMMINS (H.), 1942 - "Palmar and plantar dermatoglyphics in primates". Amer. Anat. Mem. 20, 1-198.

MILLER (G.S.), 1932 - "The classification of Gibbon". J. Mamalogy, vol. 14 p. 150-195.

1942 - "Zoological results of the George Vanderbilt Frederick A. Ulmer.expinSumatra and Nias". Proc. Acad. Nat. Sci. Philo. 94 107-165.

MILLOT (J.), 1952 - "Biologie des races humaines". Paris, A. Colin.

MONNIER (M.), 1946 - "L'organisation des fonctions motrices chez les Primates". Schweiz. Arch. Neurol. w. Psychiatr. 56 (2), 233-238.

MONTAGNA (W.), PARAKKAL (P.R.) et ELLIS (A.), 1962 - "The skin of primates". XI. "The skin of the white-browed gibbon (Hylobates hoolock)". Anat. Record, 143, 169-178.

MONTAGU (M.F.A.), 1950 - "A hybrid Gibbon". Journ. Mammal., 31 (2), 150-153.

MORRIS (D.), 1959 - The "behaviour of higher primates in captivity". XV th Intern. congress of Zoology Lond., 15, 94-98.

MORRIS (R.C.), 1942 - "Rivers as barriers to the distribution of Gibbons". Journ. Bombay. Nat. Hist. Soc., 43 (4).

MOOR-JANKOWSKI, WIENER and FORDON, 1961 - "Blood groups in apes and monkeys". Folia Primatologica Basel N.Y. Vol. 2, n° 3.

NAPIER (J.R.), 1960 - "Studies of the hands of living primates". Proc. Zool. soc. Lond. vol. 134, part. 4, 647-657. Prehensility and opposability of the

1927 - "Der verschluss der Inter-maxillarnaht bei den Anthropoiden". (Fermeture de la suture inter-maxillaire chez les anthropoïdes) Anthropol. Anzeiger 5, 1, 6-55.

RIESS (E.F.), 1956 - "The behaviour and social relations of the gibbon (Hylobates lar) observed under restricted free-range conditions". Zoologica 41 (3) : 89-99 N.Y.

ROBINSON (S.M.), 1925 - "Birth of a white-handed gibbon (Hylobates lar) in captivity". Journ. Bombay Nat. Hist. Soc., vol. 30, p. 456-458.

RODE (P.), 1935 - "Observations sur l'étude comparée des groupes sanguins chez l'Homme et les autres mammifères". Revue de Paléontologie comparée et d'Hygiène, n° 460.

1935 - "Les recherches sur les groupes sanguins et le problème de l'espèce". Arch. Mus. Nat. Hist. t. XII, p; 497.

1939 - "Cycle génital, durée de gestation, croissance, durée de la vie des Anthropoïdes". Bull. et Mém. de la Soc. d'Anthropologie de Paris. T. X. pp. 8-23.

1942 - "A propos de la durée de gestation chez les Gibbons". Mammalia, Paris, 6, p. 46-47.

ROE (A.) et SIMPSON (G.G.), 1958 - "Behaviour and Evolution". Yale University Press New-Haven.

ROGUINSKI (G.), 1955 - "Activité nerveuse des singes anthropoïdes. A propos des expériences de Pavlow". Priroda, n° 2, Moscou. Ed. As. Sc. SSSR, 15-23.

ROHEN (J.), 1961-1962 - "Morphological and experimental studies of the iris in primates" Amer. J. Opht. 52, 384-396.

SABAN (R.), 1963 - "Contribution à l'étude de l'os temporal des Primates. Description chez l'Homme et les Prosimiens. Anatomie comparée et phylogénie". Thèse de Doctorat, Paris.

SAGLIK (G.), 1938 - "Ovaries of Gorilla, Chimpanzee, Orang-utan and Gibbon". Contrib. Embryol. Carneg. Inst., 27, 180-189.

SANDERSON (J.T.), 1957 - "The monkey kingdom". N.Y. Hanover House. London, Hamish Hamilton.

SCHALLER (C.B.), 1963 - "The mountain Gorilla". University of Chicago Press.

SCHALLER (C.N.) et EMLEN (J.T.), 1961 - "L'écologie et le comportement social du gorille de montagne" La Terre et la Vie, 115-132.

SCHENKEL (R.), 1960 - "Maturation du mode de locomotion générique et de la tenue du corps". In Documenta Geigy, Bâle, n° 5.

SCHICK (W.), 1933 - "Reflex changes after injury to the pyramidal tract in the macaque, Gibbon and chimpanzee". Arch. Neurol. and Psychiatr. 30 (3), 501-513.

SCHLOSSER (M.), [illegible] - "Beiträge zur kenntnis der oligozänen Landsäugetiere aus dem Fayûm (Aegypten)". Beitr. z. Pal. u. Geol. Osterreich-Ungars und des Orients, XXIV.

1924 - "Fossil Primates from China". Paleont. Sinica, série C, 1, f.2

SCHULTZ (A.H.), 1926 - "Fetal growth in man and other Primates". The Quarterly Review of Biology. Vol. I, n° 4.

1930 - "The skeleton of the trunk and limbs of higher [illegible]". Human Biol., 2.

1933 - "Observation on the growth, classification and evolutionary specialisation of gibbons and siamangs". Human Biol. vol. 5 th 211-255, 285-428.

1938 - "The relative weight of the testes in primates". Anatc. Rec. v. 72, n° 3.

1941 - "The relative size of cranial capacity in Primates". Americ. J. Phys. Anthrop. XXVIII, 3, Philadelphia.

1944 - "Post embryonic Age changes" in H. Hofer, A.H. Schultz and D. Starck, Primatologia, 1 : 887-964. Basel : Verlag Karger.

1944 - "Age changes and variability in gibbons. A morphological study on a population sample of a man like ape". Amer. Journ. Phys. Anthrop. 2 (1)-129.

1950 - "The specialization of man and his place among the catarhine Primates", in "Cold spring Harbor Symposia on quantitative biology". Vol. XV, Origin and Evolution of man, N.Y.

1953 - "The relative thickness of the longbones and the vertebrate in primates". Amer. J. of Physical Anthro. 11, 3, n° 277.

SEGALL (W.), 1947 - "The malleus (ossiculum auditus) of the anthropoid apes". Fieldiana : Zoology 31 (14), 113-120.

SELEMKA (E.), 1903 - "Studien über Entwick-lungs". Geschichte Hft 10. Menschenaffen. Entwicklung des Gibbons (Hylobates und Siamangs). p.p 163-201.

SIMONETTA (A.), 1955 - "Osservazioni su the casi di dentizione anormale in ilobatini". Monit. Zool. ital. 63 : 164-169.

SIMONS (E.L.), 1960 - "New fossil Primates : a review of the past decade". Amer. Scientist, 48, n° 2.

SIMPSON (G.G.), 1945 - "The Principles of classification and a classification of Mammals" Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 85

1951 - "L'Evolution et sa signification". Paris, Payot.

1962 - "Primate taxonomy and recent studies of non human primates". Ann. Acad. Sci., 102, 497-514.

hands of primates. In vertebrate Locomotion (Ed. J.E. Harris), Zool. Soc. Lond. Symp., n° 5, 115-132.

NAUTA (W.J.), 1960 - 'Some neural pathways related to the limbic system". In Electrical studies on the unanesthetized Brain. Paul Hoeber, N.Y.

NEMAI (J.), 1926 - "Das Stimmorgan des Hylobates". Zeitsch. Ges. Anat. Abt 1, Zutsch. Art und. Entwicklung. Gesch. 81,5-6;673-685.

NESTOURKH (M.), 1957 - "Types de locomotion chez les singes". Soviets. sic. Anthrop., 1-1 : 159-164.

1960 - "L'origine de l'Homme". Académie des Sciences de l'U.R.S.S Moscou.

1964 "Facteurs d'hom. et d'extinct. des Anthrop. foss." "Ed. Naouka, Moscou"

NISSEN (H.), 1953 - "Instinct as seen by a psychologist in a reexamination of the concept of instinct". Psyc. Rev., 60, 287-297.

1954 - " Problems of mental evolution in the Primates". Human Biol., 26, n° 1, 277-288.

NOBACK (C.R.) et MOSKOWITZ (N.),
1962 - "Structural and functional correlates of "encephalisation" in the Primate brain". In the Relatives of Men. (J. Buettner-Janusch, éd.) Ann. N.Y. Acad. Sci., 102, 210-218.

NOVOSELA (S.L.), 1960 - "Formation of the habit of using a cane in chimpanzee". Vopr. Anthrop., 2, 31-37.

OLIVIER (G.), 1952 - "Notes sur la reproduction du Gibbon (Hylobates concolor)". Terre et la Vie 99 : 139-141.

1961 - Intervention. Problèmes actuels de Paléontologie (Evolution des Vertébrés). Coll. Intern. du C.N.R.S.

OLIVIER (G.) et FENART (R.), 1956 - "Les os de la jambe du Semnopithèque". Mammalia, n° 3.

OLIVIER (G.), LIBERSA (C.) et FENART (R.),
1955 - "Le crâne du Semnopithèque". Mammalia, XIX, n° 1.

OSGOOD (W.H.), 1932 - "Mammals of the Kelley-Roosevelt's and Delacour Asiatic expédition". Field Mus. Nat. Hist. Chicago. Zool. Ser. XVIII, n° 10 199-201.

OWEN (R.D.) et ANDERSON (D.R.),
1962 -"Blood groups in rhesus monkeys". In : Blood groups in infrahuman species. Ann. N.Y. Acad. Sci., 97 (1), 4-8.

OALUSKA (E.) et KORINER (J.),
1960 - "Studien der antigen Eiweibverwandschaft zwischen Menschen und einigen Primaten mit Hilfe neurer immunobiologischer methoden". Z. Immun. Forschung v. exper. Therapie, 119-244

PARAKKAL (P.), ELLIS (R.A.) et MONTAGNA (W.)
1062 - "The skin of primates. XI. The skin of the white-browed gibbon (Hylobates hoolock)". Anat. Rec., 143-169-178.

PARSONS (R.E.), 1941 - "Rivers as barriers to the distribution of gibbons". Journ. Bombay Nat. Hist. Soc., 42 (4) : 926.

PELERIN, 1964 - "Position vestibulaire du point z de Klaatsch au cours de quelques ontogenèses crâniennes comparées". In Delattre. Bull. et Mém. de la Soc. d'Anthrop. de Paris.

PETTER (J.J.), 1962 - "Recherches sur l'écologie et l'éthologie des Lemuriens malgaches". Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., N.S., Série A., Zoologie, t. XXVII, fasc. 1.

PETTER-ROUSSEAUX (A.), 1962 - "Recherches sur la biologie de la reproduction des Primates supérieurs". Mammalia, 26, suppl. n° 1.

PIVETEAU (J.), 1948 - "Recherches anatomiques sur les Lémuriens disparus". Le genre Archeolemur. Ann. Pal., XXXIV.

1950 - "Recherches sur l'encéphale des Lémuriens disparus". Ann. Pal., XXXVI.

1950 - Paléontologie et Transformisme. Paris, Albin Michel.

1952 et suiv. - Dir. de : Traité de Paléontologie. Paris, Masson, 7 tomes en 8 volum. Primates, T. VII, 1957.

1956 - "L'encéphale de l'Hadropithecus". Ann. Pal. XLII.

1957 - "Le caractère relationnel de la spéciation humaine". In l'Evolution Humaine, Spéciation et Relation. Flammarion. Paris.

1958 - "Recherches sur l'encéphale des Primates". Ann. Pal. XLIV.

1962 - "L'origine de l'Homme", Paris Hachette.

PLANT (A.), 1936 - "Investigations on the pars-intermédia of the hypophysis in anthropoïd apes and man". Journ. Anat. 70 (2) : 242-249.

POCOCK (R.I.), 1927 - "The gibbons of the genus Hylobates". Proc. Zool. Soc. London. 3 : 719-741 - 1944 "Pectoral glands in Apes and monkeys". Nature, London, 153 p. 381.

POHL (L.), 1928 - "Zur Morphologie der männlicher Kopulations-organe der Säugetiere ; insbesondere der Versuch einer vergleichend Anatomischer studie über den Penis der Primaten, einschliesslich der Menschen". Zeitschr. ges. Anat. 1, abt. zeitschr. Anat. u. Entwicklemgsgesch 86, 1-2, 71-119.

POLYAK (S.), 1957 - "The vertebrate visual system". Chicago, Univ. of Chicago Press.

"PRIMATES", - Publication périodique de Monkey Japan Center. Tokyo.

REMANE (A.), 1921 - "Beiträge zur Morphologie des Anthropoidengebisses". Arch. f. Naturgesch., 87, Abt. A.H. 11.

1927 - "Studien über die Phylogenie der menschlichen Eckzahnes". Z.f. Anat. u. Entwickl, 82.

SMITHIES , 1955 - "Zone electrophoresis in starchgels : group variations in serum proteins of normal human adults. Biochem. J. ; 61, 625-641

SODY (H.J.V.), 1940 - "Bij afbeeldnigen van javanische gibbons (Hylobates Moloch)" Trop. Natuur. Weltevreden., 29 : 15-19.

SORIA (M.F.), 1960 - "Ossiculo mediopalatino de calori, en Hylobates". Actas Trab. I Congr. Sud-Amer. Zool. 1959, 3, 1960 (1961) : 367-371.

1961 - Intrusion del vomer en "Loris" y en "Hylobates". Comuni. Mus. Argent. Crene. Nat. "Bernardino Rivadavia" 3 : 189-101.

SPERANSKY (A.D.), 1925 - "Anatomie comparée du sacrum chez les anthrop". Bull. et Mém. de la Soc. d'Anthropo. de Paris p, 55.

STARKENSTEIN (E.), - "The purine metabolism as a biochemical character of species. Estimation of uric acid and allantoin in the urine of the Gibbon". Acta Brev. Neerland. 11 : 152-156.

STEINER (H.), 1949 - "Beobachtungen über das brutbiologische verbalten des Gibbons und an einem frühgeboren fötus bei einer Bastardzucht von Hylobates". Arch. Klaus. Vereb. Forsch. Zürich.

STEWART (T.D.), 1936 - "The musculature of the anthropoïds. Neck and trunk". Amer. Journ. Physical Anthropol. 21 (2) : 141-204.

STOHL (G.), 1947 - "Characteristics of the metabolism of Primates". Albat. Közlem 47 : 3-1 : 163-168.

STOTT (K.) et SELSOR (C.J.), 1961 - "Color variation in Borneo Gray Gibbon".. J. Mammal. 42-99.

STRAUSS (W.L.), 1941 - "Locomotion in Gibbons". Amer. J. Phys. Anthrop. Philadelphie 28 : 354-356.

1942 - "Rudimentary digits in Primates". Quart. Rev. Bool. 17 (3), 228-243.

1960 - "The subarcuata fossa in primates". Anat. Rec. 138, 93-107.

TATE-REGAN (C)., 1930 - "The Evolution of the Primates". Ann. Mag. Nat. Hist., série 10, VI.

TEILHARD DE CHARDIN (P.), 1916-1921 - "Sur quelques Primates des Phosphorites du Quercy". Ann. Pal., X.

TERRA (H. de), 1943 - "Pleistocene geology and early man in Java". Trans. Amer. Phil. Soc. 32 (3) : 437-464.

TIGGES (J.), 1963 - "On color vision in Gibbon and Orang-utan". Folia Primatologica, 1, 188-192.

TOBIAS (P.V.), 1956 - "Chromosomes sex cells and évolution in a mammal, based mainly on studies of the reproductives glands of the gerlick and a new list of chromosomes of mammals". London, Lund Humphries.

URBAIN (A.) et RODE (P.), 1946 - "Les singes anthropoïdes". Paris, P.U.F.

VALLOIS (H.V.), 1914 - "Etude anatomique de l'articulation du genou chez les Primates". Thèse de médecine, Montpellier, 468 p.

1919 - "L'épiphyse inférieure du fémur chez les Primates, I, la robusticité du distum fémoral". Bull. et Mém. de la Soc. d'Anthrop. de Paris, 6° s., t. 10, 25 p.

1919 - "L'épiphyse inférieure du fémur chez les Primates. II, l'angle de divergence et ses variations". Bull. et Mém. de la Soc. d'Anthrop. de Paris, 6° s., t. 10, 28 p.

1921 - "La formation progressive du biceps fémoral chez les Anthropoïdes et chez l'Homme". Bull. et Mém. de la Soc. d'Anthrop. de Paris, 7° s., t. 2, 32 p.

1950 - "La paléontologie et l'origine de l'Homme". In : Paléontologie et Transformisme, ouvrage coll., Paris, Albin Michel.

1955 - "Ordre des Primates". In : Grassé (P.P.), Dir. Traité de Zoologie, XVII, II, Paris, Masson.

VANDEL (A.), 1958 - "Le phénomène humain". In : Les processus de l'hominisation. Coll. Intern. du C.N.R.S.

VERHAART (W.J.C.), 1948 - "The pes pedunculi and the pyramid in Hylobates". Journ. Comp. Neurol. 89 (1), 71-78.

VOLKOV (Th), 1903 - "Variations squelettiques du pied chez les Primates et dans les races humaines". Bull. et Mém. de la Soc. d'Anthro. de Paris. p. 632.

VOS (A. de), 1940 - "Bij teekeningen van javaansche gibbons". Trop. Natuur Weltevreden 29 : 178-179.

VRIESE (B. de), 1913 -"La morphologie de la rotule des anthropoïdes". Bull. et Mém. de la Soc. d'Anthrop. de Paris, p. 306. T.II

WARWICK (J.W.), 1960 - "The jaws and teeth of Primates". Londres, Pitman, Med. Publ. C°, XII p. 1-328.

WATERMAN (H.C.), 1929 - "Studies on the evolution of the pelvis of man and other Primates" Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 58, pp. 585-642.

WEIDENREICH (F.), 1913 - "Ueber das Hüftbein und das Becken der Primaten und ihre Unformung durch den aufrechte Gang". Anat. Anz. 44, p. 497-513.

WESTENHOFER (M.), 1928 - "Der Hangereflex des Gibbons" Zeitscbr. Söugetierk. 2, 3 : 201.

WHITE (L.A.), 1942 - "On the use of tools by primates". Journ. Comp. Psychol., 34 (3) 369-374.

WHITE (M.J.D.), 1954 - "Animal cytology and evolution". 2 d. Edition. Cambridge. Univ. Press. London.

WIENER (A.S.), 1952 - "Blood group factors in anthropoid apes and monkeys". A.J. of P.A. 10, 3. p. 372 et 3.

WIENER (A.S.), CAVAN (J.A.) et GORDON (Eve B.p),
1953 - "Blood group factors in anthropoid apes and monkeys - Further studies". 11, 1, marc 1953 p. 39.

WILLIAMS (C.A.) et WEMYSS (C.Y.),
1961 - "Experimental and evolutionary significance of similarities among serum protein antigenes of men and the lower primates" Amer. N.Y. Acad. Sci., 94, 77-92.

WINKELMANN (R.K.), 1962 - "Cutaneous sensory end-organs of some anthropoid apes". Science 136, p. 384-386.

WISLOCKI (G.B.), 1929 - "On the placentation of primates, with a consideration of the phylogeny of the placenta". Carnegie Inst. Nash. Publ. 394. Contr. Embryol.

YUROSKAIA (B.Z.), 1962 - "Variations de la forme et de la structure du foie chez les Primates". Voprossy. Anthropol., 2.

YERKES (R.M.), 1929 - "The Great Apes". Yale University Press, New Haven.

ZAPFE (H.), 1952 - "Die Pliopithecus Funde aus der spalten - füllung von Neudorf an der March (C.S.R.)". Verh. Geol. Bund., C.

1958 - "The skeleton of Pliopithecus (Epipliopithecus) vindobonensis" Amer. Journ. Phys. Anthrop., N.S., 16

ZAPFE (H.) et HURZELER (J.), 1957 - "Die Fauna der Miocänen spalten - Füllung von Neudorf. Primates". Sitzungsb. österr. Akad. Wiss, Math. - naturw. K.L. Abt. 166-24.

ZUCKERMAN ( ), 1932 - "La vie sexuelle et sociale des singes". Gallimard, Paris, 253 p.

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

" GESTATION ET STATION DEBOUT "

Vu et approuvé :

Paris, le 7 Mai 1965

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

Marc Zamansky

Vu

et Permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

Jean Roche